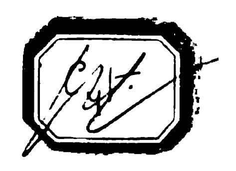



ACADEMIAE HARVARDIANAE IN
VE RI TAS



MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE DER ZELLE.

VON

DR. ALEXANDER GURWITSCH,
PRIVATDOZENT DER ANATOMIE IN BERN.

MIT 239 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

Vorrede.

Das vorliegende Buch ist in erster Linie für den Anfänger bestimmt; als solches setzt es nur die elementarsten, jedem Studierenden der Medizin und Naturwissenschaften geläufigen Kenntnisse in biologischen Disziplinen voraus. Bei genügender Berücksichtigung der elementaren Tatsachen der Cytologie, habe ich es aber mir zum Hauptzweck gestellt, die berührten Fragen möglichst allseitig und kritisch zu beleuchten und sowohl die schwebenden Streitfragen hervorzuheben, als auch manche neue Probleme und Ausblicke wenigstens kurz anzudeuten. Wenn durch letzteres, sowie durch Eingehen auf einige eigene nicht veröffentlichte Untersuchungen, die Darstellung in manchen Stellen einen etwas persönlichen Charakter gewinnen sollte, so hoffe ich, daß der Objektivität in der Würdigung der Arbeiten und Ansichten anderer dadurch im allgemeinen kein Abbruch erwachsen ist. Eine erschöpfende Berücksichtigung der Literatur lag allerdings nicht in meiner Absicht, wäre auch in den Rahmen des Umfanges des Buches nur auf Kosten der Uebersichtlichkeit der Darstellung zu erreichen. Aus letzterem Grunde habe ich es auch unterlassen, jede Angabe durch bibliographische Citate zu belegen, namentlich wo es sich um ganz eingebürgerte, zum Gemeingut der Wissenschaft gewordene Tatsachen handelt. Wenn an manchen Stellen die neueren Arbeiten, resp. Abbildungen in besonders ausgiebiger Weise benutzt wurden, so ist darin keinesfalls eine Mißachtung oder Geringschätzung der grundlegenden und so häufig im weiteren nicht wieder erreichten klassischen Arbeiten auf dem Gebiete der Cytologie zu suchen — ich hielt es aber für meine Pflicht, den Leser speziell auch mit neueren und neuesten Ergebnissen der Forschung vertraut zu machen, die bis jetzt noch keine zusammenfassende kritische Darstellung, im Gegensatze zu den älteren, so oft und so vorzüglich besprochenen und referierten Arbeiten, erfahren haben; das Gleiche gilt in noch höherem Maße für die Auswahl der Abbildungen.

Im Vergleich zu den meisten neueren Darstellungen der Morphologie und Physiologie der Zelle, habe ich mein Gebiet viel enger umgrenzt und überall nur die Zelle als solche, ihr Eigenleben zu schildern gesucht. Die Fragen der allgemeinen Morphologie und Embryologie, namentlich die allgemeine Gewebelehre und die Vorgänge der Befruchtung und Reifung blieben daher ganz unberücksichtigt.

Indem ich das Eigenleben der Zelle aus den komplizierteren biologischen Prozessen herauszuschälen suchte, habe ich es als außerhalb meiner eigentlichen Aufgabe liegend die Schilderung der Tatsachen der Physiologie betrachtet, welche zwar, selbstverständlich, auf cellulärer Grundlage basieren, jedoch nicht aus den biologischen Eigenschaften der Zelle abgeleitet und verstanden werden können. Das gilt in besonderem Maße für weite Gebiete des Stoffwechsels, namentlich der physiologischen Chemie, welche nur dort eine kurze Berücksichtigung erfahren haben, wo sie tatsächlich cytologisch werden.

In der Darstellung waren mir biologische Gesichtspunkte in höherem Grade, als bisher vielleicht üblich, maßgebend. Ich habe es daher mit Absicht unterlassen, eine rein morphologische Zergliederung und Schilderung der Einzelbestandteile der Zelle einer Besprechung ihrer nachweisbaren oder vermuteten Funktionen vorauszuschicken, da dadurch das, was die Biologie der Zelle zu erstreben hat, völlig verkannt würde. Nicht die morphologische, zuweilen künstlich durchgeführte Zergliederung eines Organismus, eines biologischen Objektes, kann uns zu einer Biologie desselben verhelfen; es muß vielmehr eine spezifisch biologische Analyse sein, — als Einzelelemente müssen die elementarsten Lebenserscheinungen unseres Objektes angesehen werden. Es zerfällt auch dementsprechend die Darstellung des Zelllebens in die Schilderung der biologischen Elemente desselben, welche in den Rubriken: „Statik und Dynamik der Zelle“, „Stoffliche Tätigkeit der Zelle“ und „Fortpflanzung der Zelle“ zusammengefaßt sind und in die Betrachtung der Zelle als Individuum (Teil IV).

Wie unvollkommen dieser Versuch einer rein biologischen Darstellung unserer Kenntnisse in der Cytologie ausgefallen ist und wie schwer die zahlreichen, zum Teil zusammenhanglosen morphologischen Tatsachen und Details in das System sich unterbringen lassen, ist mir wohl bewußt.

Ich brauche wohl kaum zu erwähnen, wie sehr mir meine Arbeit durch die vorzüglichen kritischen Zusammenstellungen von Flemming und Meves (Ergebnisse v. Merkel-Bonnet) und namentlich auch durch die zusammenfassenden Werke von O. Hertwig, F. Henneguy und namentlich von E. Wilson erleichtert wurde; besonders letzteres Werk muß als vorbildlich angesehen und eine Neubearbeitung der von ihm ausführlich besprochenen Fragen beinahe als nutzlos betrachtet werden.

Das Manuskript zu den drei ersten Teilen war bereits im Januar 1904 abgeschlossen. Im vierten Teil, welcher erst in den letzten Monaten abgeschlossen wurde, konnten dagegen einige wichtige neuere Arbeiten berücksichtigt werden, die mir bei der Abfassung der ersten Abschnitte noch nicht vorlagen.

Bei der Zusammenstellung der alphabetischen Register war mir Frl. cand. med. L. Trekina in bereitwilligster Weise behilflich; ich sage ihr meinen besten Dank.

Meinem hochgeehrten Verleger Herrn Dr. G. Fischer, gehört für sein bereitwilliges Entgegenkommen meinen Wünschen und die schöne Ausstattung des Buches mein innigster Dank.

Bern, Juli 1904.

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Das Streben und demnach auch die Methodik der allgemeinen Biologie stehen in ihren Hauptzügen in engster Abhängigkeit von den um vieles vorausgeeilten anorganischen Naturwissenschaften; die Nacheiferung der ersteren beschränkt sich nicht nur auf die Strenge der Beweisführung, auf die exakte Methode der Experimente der letzteren, sondern auch, was vielleicht weniger berechtigt erscheint, auf die Prämissen und Postulate derselben. Die Methode, welche bis jetzt in den anorganischen Wissenschaften, unter geringen Ausnahmen alleinherrschend ist, besteht in dem fast ausschließlich angewandten Zerlegungsverfahren derselben: — das Zurückführen jeder Erscheinung und jedes Objektes der Untersuchung auf ihre sog. Elemente hat sich bis jetzt als allgemein fruchtbar und richtig erwiesen, was in besonderem Maße durch die häufig gelingenden synthetischen Wiedererzeugungen des zerlegten Objektes resp. Erscheinung sich kundgibt.

Ein Untersuchungsobjekt auf seine Elemente zu zerlegen, heißt zweierlei erzielen: es werden einzelne zusammensetzende Erscheinungskomplexe mit unabänderlichen und konstant wiederkehrenden Eigenschaften (somit für uns „unzerlegbare“ Elemente) wiedergefunden — die Elementaranalyse, welche eine Elementarformel für das Untersuchungsobjekt liefert; in zweiter Linie wird das Aufsuchen der Gesetzmäßigkeit des Zusammenwirkens oder Zusammenbestehens der aufgedeckten Elemente angestrebt, wodurch eine Rationalformel des Untersuchungsobjektes, in vielen Fällen auch seine Synthese gelingt. Diese Forschungsmethode ist allen anorganischen Grundwissenschaften — der Mechanik, Physik und Chemie und dadurch auch ihren Derivaten eigen.

Diese bewährte Methode auf das Erscheinungsgebiet der Biologie angewandt, führt zu wesentlich anderen Ergebnissen: die Möglichkeit einer Synthese des Komplizierten aus seinen Elementen, der zweite Teil der Forschungsaufgabe, wurde schon seit längerer Zeit von der wissenschaftlichen Welt aufgegeben: dies kann einen zweifachen Grund haben: entweder ist die zu bewältigende Aufgabe zu kompliziert und zu schwierig — in diesem Fall hat unser Mißerfolg keine prinzipielle Bedeutung; oder aber die Unmöglichkeit der Synthese ist in dem falschen Weg zu suchen, welcher von der Analyse

eingeschlagen wird, indem etwas in Elemente zerlegt wird, was an und für sich nicht zerlegbar ist — die vollzogene Analyse hätte nun in letzterem Falle eine unvollständige, oder sogar falsche Elementarformel für unser Untersuchungsobjekt gegeben; da somit in diesem Fall die Elementaranalyse des Untersuchungsobjektes nicht vollständig, erschöpfend sein kann, muß selbstverständlich auch die Synthese desselben aus den Elementen mißlingen.

Das analysierende Verfahren der verschiedenen anorganischen Naturwissenschaften zeigt uns gleichzeitig in untrüglicher Weise, daß als Elemente des betreffenden Naturgebietes jedesmal andere Erscheinungskomplexe verstanden werden: die chemische Analyse ist stofflicher und gewissermaßen auch räumlicher Natur (Stereochemie). Die mechanische Analyse eines komplizierten Bewegungssystems beschränkt sich auf das Aufsuchen der Einzelkomponenten ebenfalls rein mechanischer Natur. Eine Analyse einer Erscheinung der dynamischen Geologie erstreckt sich ebenfalls auf das Auffinden elementarer Vorgänge derselben Kategorie: soll z. B. die Entstehung einer Erdrutschung, eines Erdbebens erforscht werden, so werden natürlich die stets wiederkehrenden Komponenten rein geologischen Charakters und ihr Ineinandergreifen zur Erklärung herangezogen; will man dann die Analyse des betreffenden Substrates noch weiter, z. B. im chemischen Sinne treiben, so wird diese Aufgabe in vielen Fällen zum Verständnis der vorliegenden Erscheinung ganz nutzlos sein, jedenfalls aber ganz außerhalb des Gebietes desselben liegen. Greifen wir nach einem Beispiele aus einer weit abgelegenen Geisteswissenschaft — der Psychologie, so wird z. B. ein Problem der Kollektivpsychologie als in Elemente zerlegt, wenn auf diejenige der Einzelindividuen zurückgeführt gelten müssen usw. Es muß somit das analysierende Verfahren innerhalb jedes Wissensgebietes, um tatsächlich die Frage in ihrem Kernpunkt zu treffen und wirklich aufklärend zu wirken, stets entsprechend spezifische Elemente für eine komplexe Erscheinung auffinden. Der bequemere und viel befahrene Weg der endgültig elementaren Analyse — im Sinne der Chemie und Mechanik — führt selbstverständlich, ohne das notwendige Mittelglied der spezifischen Analyse, zu Scheinergebnissen, zu einer Anhäufung eines vorläufig nicht verwertbaren Rohmaterials.

Wenn die Spezifizität der Elemente schon für jedes anorganische Wissensgebiet aufrecht erhalten werden muß, so wird die Spezifizität des Vorgehens in noch höherem Maße für die biologische Forschung verlangt werden müssen.

Nehmen wir als Ausgangspunkt unserer Betrachtung eine beliebige biologische Erscheinung, so ist die erste, freilich auch die schwierigste Etappe der Erforschung derselben, das Aufsuchen der biologischen Elemente derselben, resp. der spezifischen Verknüpfungsweise der letzteren zu einem Ganzen. Den nun im weiteren Gange der Untersuchung einsetzenden Biophysik und Biochemie kann somit nur der letzte Schritt und die letzte Aufgabe der Untersuchung zufallen, wodurch allerdings das biologische Element in denjenigen seiner Eigenschaften, welche weiter analysierbar sind, aus dem Gebiete der biologischen Probleme weit entführt wird.

Entsprechend der unendlichen Kompliziertheit der Lebenserscheinungen, wird es zu einer ungemein schweren Aufgabe, die biologischen Elemente von solchen zu finden, resp. die Eigenschaften

eines Elementes zu definieren. Gewinnt die biologische Forschung gewisse Anhaltspunkte zur Annahme, daß ein Element ihr vorliegt, so kann sie des unheimlichen Gefühls nicht los werden, daß das aufgefundene Element ein nur provisorisches ist, und daß dasselbe eine Vielheit weiterer Einzelelemente einschließt, welche ebenfalls das Gesuchte, d. h. die Zeichen des Lebensgeschehens in sich tragen. Das dringende Bedürfnis des Erkenntnistriebes nach solchen Elementen geht wie ein roter Faden auch durch die Geschichte der neueren Biologie, wobei es sich allerdings weniger um das Auffinden oder auch um das Suchen von solchen, als vielmehr um Aufstellen entsprechender begrifflicher Gebilde aus mehr oder weniger zwingenden theoretischen Postulaten handelt.

Wenn wir jedoch von diesen letzteren begrifflichen biologischen Elementen absehen, und eine tatsächliche Zergliederung unserer Beobachtungsobjekte sowohl in ihrer fertigen Gestalt, wie in ihrem Entwicklungsgange versuchen, so werden wir durch einen zweifachen Befund von kardinaler Bedeutung belohnt:

Die Zergliederung der Gewebe ergibt uns stets, ausnahmslos, ihre Zusammensetzung aus unzähligen Einzelbausteinen, deren wir zwar eine unendliche Mannigfaltigkeit, zuweilen schon innerhalb eines gegebenen Gewebes sehen, aber zugleich auch konstatieren können, daß jede Art durch eine unendliche Anzahl identischer Individuen vertreten ist. Die Entwicklungsgeschichte lehrt uns dagegen, daß die im fertigen Gewebe uns vorliegenden Formenreichtum und unendliche Individuenzahl das Resultat des Zusammenwirkens zweier Entwicklungsfaktoren darstellen: die vorliegenden Individuen sind stets Teilungsprodukte eines Mutterindividuums, ihre definitive Form und Beschaffenheit sind Erzeugnisse einer allmählichen, kontinuierlichen Abänderung oder Entwicklung derjenigen des Mutterindividuums. Das Zurückgreifen auf frühere Generationen macht erst an der natürlichen Grenze halt, indem wir stets zum Ausgangspunkte der Entwicklung — zu einem Individuum — der Eizelle — gelangen können.

Wir gelangen somit zur Kenntnis eines eigentümlichen Organismus, dessen vornehmste Charakteristik aus den mitgeteilten Tatsachen sich von selbst ergibt: die Eizelle vermag durch wiederholte Teilung eine große Anzahl Teilprodukte zu liefern, welchen ihrerseits sowohl die Fähigkeit zur Weiterteilung als zur Weiterausbildung, Spezialisierung, Differenzierung usw. zukommt. Diese Teilprodukte der Eizelle, resp. ihrer unmittelbaren Abkömmlinge, werden mit dem Namen der „Zellen“ belegt und, was besonders schwerwiegende Konsequenzen zur Folge haben mußte — in dieser Bezeichnung mit dem Ei auf die gleiche Stufe gestellt.

Die heute herrschenden Ansichten über das Wesen des Entwicklungsganges und der Beschaffenheit eines höheren Organismus lassen sich demnach dahin präzisieren, daß den Eizellen die Fähigkeit zukommt, durch wiederholte Teilungen eine große Anzahl mit ihr in wesentlichen Zügen gleicher Individuen zu schaffen, daß diese Abkömmlinge der Eizelle ihrerseits die Anlagen zu speziellen Umwandlungen erlangen und die Gewebe und Organe des fertigen Organismus zusammensetzen. Der Schwerpunkt dieser Betrachtung liegt somit in der Annahme, daß wir, trotz weitgehender Unterschiede zwischen dem Ei und seinen Teilprodukten, der Reproduk-

tionsfähigkeit des ersteren, der Wachstums- und Differenzierungsfähigkeit des letzteren — in den Grundzügen des Baues und den Eigenschaften beider so wichtige Uebereinstimmungen finden, daß wir beide unter einen gemeinsamen Begriff der „Zelle“ zusammenfassen können.

Es wäre dadurch auch das gesuchte, obwohl rein provisorische biologische Element gefunden, denn eins der Hauptkriterien eines solchen, das Vermögen durch verschiedene Kombinationen mehrerer unter sich gleicher oder verschiedener Einheiten, ein einheitlich beschaffenes Ganzes zu bilden, durch die eingangs erwähnten Eigenschaften der Eizelle und der Gewebszellen in vollem Maße gewährleistet wird.

Es erwächst aber dieser Auffassung eine weitere, obwohl durchaus nicht eindeutige Stütze in der Kenntnis der reichen Welt der niedersten Organismen, sowohl tierischen als pflanzlichen: soweit unsere Kenntnis derselben reicht, finden wir in denselben stets die Hauptgrundzüge des cellulären Baues und Eigenschaften wieder, wobei eine unendliche Artenzahl derselben — die sog. Protisten, aus nur einer Zelle aufgebaut sind; so sehr aber durch die Kenntnis dieser Organismen die Feststellung von dem cellulären Aufbaue des lebenden befestigt sein möge, so wenig kann in der unabhängigen Lebensfähigkeit einzelliger Organismen eine Stütze für die elementare Natur der Zelle erblickt werden (vgl. T. IV).

Seit R. Virchow im Jahre 1859 in seinem berühmten Werke „Die Cellularpathologie“ in klarer und unumstrittener Weise die dominierende Rolle der Zelle, die elementarste Lebenseinheit aufgestellt hatte, ist die celluläre Auffassung in der Biologie und sogar die Identifizierung der allgemeinen Biologie und allgemeinen Physiologie mit Cellularbiologie resp. Cellularphysiologie zur Alleinherrschaft gelangt und stellte für lange Zeit die, dieser Ansicht entgegentretenden Bedenken völlig in den Hintergrund. „Das celluläre Prinzip ist,“ nach Virchow's Auffassung, „der einzig mögliche Ausgangspunkt aller biologischen Doktrin. Wenn eine wirkliche Uebereinstimmung der elementaren Formen durch die ganze Reihe alles Lebendigen durchgeht, wenn man vergeblich in dieser großen Reihe nach irgend etwas anderem sucht, was als organisches Element an die Stelle der Zelle gesetzt werden könnte, so muß man notwendig auch jede höhere Ausbildung, sei es einer Pflanze oder eines Tieres, zunächst betrachten als eine fortschreitende Summierung größerer oder kleinerer Zahlen von Zellen. Wie ein Baum eine in einer bestimmten Weise zusammengeordnete Masse darstellt, in welcher als letzte Elemente an jedem einzelnen Teile, am Blatt wie an der Wurzel, am Stamm, wie an der Blüte, zellige Elemente erscheinen, so ist es auch mit den tierischen Gestalten. Jedes Tier erscheint als eine Summe vitaler Einheiten, von denen jede den vollen Charakter des Lebens an sich trägt. Der Charakter und die Einheit des Lebens kann nicht an einem bestimmten einzelnen Punkte einer höheren Organisation gefunden werden, z. B. im Gehirn des Menschen, sondern nur in der bestimmten, konstant wiederkehrenden Einrichtung, welche jedes einzelne Element an sich trägt. Daraus geht hervor, daß die Zusammensetzung eines größeren Körpers, des sog. Individuums, immer auf eine Art von gesellschaftlicher Einrichtung herauskommt, einen Organismus sozialer Art dar-

stellt, wo eine Masse von einzelnen Existenzen aufeinander angewiesen ist, jedoch so, daß jedes Element (Zelle) für sich eine besondere Tätigkeit hat, und daß jedes, wenn es auch die Anregung zu seiner Tätigkeit von anderen Teilen her empfängt, doch die eigentliche Leistung von sich selbst ausgehen läßt" (3. Aufl. S. 15).

Wenn somit die Bedeutung der Zelle, als eines stets wiederkehrenden Bestandteiles des komplizierten einfach als Ausdruck einer bestehenden Tatsache hingenommen werden muß und die Biologie darin eine ihrer Hauptstützen gewann, so ist in Bezug auf andere, für die „elementare Biologie" erforderliche Prämissen bei weitem nicht die gleiche Klarheit geschaffen.

Es harren noch folgende Fragen von allergrößter Bedeutung einer befriedigenden Beantwortung: a) sind die Zellen bei ihrer elementaren Natur auch wirkliche Organismen, mit anderen Worten sind wirkliche „Elementarorganismen" vorhanden? b) sind die Zellen als tatsächlich letzte biologische Elemente anzusehen oder kann vielleicht die Zergliederung noch weiter, innerhalb der Zellen fortgesetzt werden? c) ist die Gesamtheit der Lebensvorgänge eines komplizierten Organismus auf das celluläre Prinzip zurückführbar, oder muß letzterer in anderer Richtung analysierbar sein?

Die verschiedenen Strömungen der biologischen Wissenschaft seit dem Aufkommen der Zellenlehre weisen in dieser Hinsicht nicht unbedeutende Schwankungen auf. Die Schöpfer der Zelltheorie, welche wir zugleich eine unerschöpfliche Fülle von Tatsachen auf diesem Gebiete eröffneten, namentlich R. Virchow, Brücke u. A., zögert nicht mit einer kategorischen positiven Beantwortung aller dieser Fragen; es ist noch heute für die Mehrzahl der Biologen die Zelle ein elementarer Organismus und sämtliche biologische Disziplinen auf celluläres Geschehen zurückführbar.

Die immerhin zahlreichen Stimmen, die sich gegen diese Auffassung auflehnten, haben es jedoch vermocht, in das feste Gefüge manche Bresche zu schlagen und manche fest eingewurzelte Ansicht ins Wanken zu bringen.

Es muß somit die zukünftige Forschung mit allem Ernst und ohne vorgefaßte Ansicht an die Beantwortung der oben aufgezählten Fragen herantreten und in vielen Einzelpunkten ihre momentane Ohnmacht einer definitiven Beantwortung derselben offen bekennen.

Der Begriff des Organismus, der Gegenstand unseres ersten Problems, ist so vielseitig, daß eine erschöpfende Definition desselben z. Z. noch kaum möglich ist: wäre sie das, so wäre wohl das Problem schon beantwortet. Die zwei Eigenschaften, die sich unserer Vorstellung eines Organismus von selbst aufdrängen, das Vermögen einer dauernd unabhängigen, selbständigen Existenz und Vermehrungsfähigkeit, kommen in den Eigenschaften der uns bereits bekannten zwei Zellkategorien — den Eizellen und ihren Abkömmlingen — den Metazoenzellen, nicht zur Geltung. Wenn man andererseits die so weitgehende morphologische und physiologische Uebereinstimmung dieser Zellen mit unleugbaren Organismen — den Protozoen und Protophyten in Betracht zieht, so kann die Möglichkeit nicht von der Hand gewiesen werden, daß andere und tiefere, einer näheren Analyse sich offenbarende Eigenschaften, wie z. B. Koordination der Einzelprozesse, Rudimente psychischer Erscheinungen usw. die freie lebende Zelle — den Protisten, mit den Metazoenzellen, durch ein

festes Band verknüpfen und uns zur Bejahung der aufgestellten Frage einige Berechtigung geben.

Um jedoch die Frage ins einzelne zu beantworten oder vielmehr, von einer rein formalen Beantwortung absehend, die einzelnen Eigenschaften der Zellen, die bei der Begriffsbildung des Organismus in Betracht kommen, klar zu stellen, müßte die Erforschung der Zelle am Ende ihrer Aufgabe, statt an ihrem Anfange sein.

Wenn man biologischen Elementen, welchen eine unabhängige Existenzfähigkeit abkommt, die Dignität eines Organismus vindizieren will, so bleiben uns, wie zum Teil bereits oben betont, zwei Klassen von Merkmalen zur Verfügung: es ist zunächst die morphologische und funktionelle Uebereinstimmung oder Aehnlichkeit der Metazoenzellen mit den Protisten, und dann, was vielleicht noch wichtiger, aber um so schwieriger zu beantworten ist, der Nachweis einer Individualität einer Zelle, einer gewissen Koordination etc. innerhalb derselben.

Der Untersuchung der letzterwähnten Fragen wird der IV. Teil unseres Buches gewidmet. Ein kurzer morphologischer Vergleich der verschiedensten Zellen mit Protisten, welcher zugleich eine allgemeine Charakteristik der Zelle geben könnte, sei in der Einleitung der detaillierten Schilderung des Baues und vitaler Prozesse der Zelle vorausgeschickt.

Ueber Form und Konfigurationen der Zellen lassen sich keinerlei allgemeine Angaben machen, da es eben der Formenreichtum ist, welcher in seiner unerschöpflichen Mannigfaltigkeit dem oberflächlichen Vergleiche der Einzelvertreter so große Schwierigkeiten entgegensetzt.

Wenn man zunächst von Zellen mit konstanter Gestalt ausgeht, so sind zwei Hauptformen als die einfachsten zu verzeichnen: in der pflanzlichen Welt, sowohl bei zahlreichen Protophyten (Spaltpilzen, Algen usw.) als bei verschiedenen pflanzlichen Geweben, kommt besonders häufig eine mehr oder weniger regelmäßige prismatische Form der Zellen zustande, welche hier durch die Cellulosemembran der Zellen bedingt wird: auch in tierischen Geweben ist die prismatische Form, hier fälschlich als zylindrische angesehen, ein weit verbreiteter Typus, fehlt jedoch bei Protozoen.

Die zweite elementare Form der Zelle — die Kugel — ist besonders reichlich im großen Reiche der Protozoen vertreten: da die Körpergestalt in diesen Fällen wohl fast ausnahmslos durch ein starres inneres oder äußeres sehr kompliziertes Kalk- oder Kieselskelett bedingt wird, so ist für die Gesamtkonstitution nur die völlige Radiärsymmetrie der Zelle als maßgebend angesehen.

Die einfache Kugelform ist aber gleichzeitig der absolute Ruhezustand vieler Zellen mit veränderlicher Körperform, vieler Protophyten und tierischer Gewebszellen.

Eine mehr komplizierte Symmetrieform der Körpergestalt ist zahlreichen Protozoen, namentlich verschiedenen Infusorien eigen, bei denen bald eine ausgesprochene Bilateralsymmetrie, bald noch kompliziertere räumliche Verhältnisse obwalten. Die verschiedenen Organellen der Zellen, zahlreiche Fortsätze und Verzweigungen der Körperoberfläche machen es schließlich zur Unmöglichkeit, die große

Mehrzahl der frei lebenden Mikroorganismen und der Gewebszellen bestimmten geometrischen Begriffen zu subsumieren.

Fast ebenso variierend wie die Konfiguration der Zellen, sind auch ihre Dimensionen. Die kleinsten, uns bekannten Zellen, verschiedene Bakterienarten — messen nach Tausendsteln von mm, die größten Zellen — verschiedene Eiarten, sind mit bloßem Auge sichtbar. Es müssen allerdings bei letzteren Objekten die riesigen Anhäufungen des toten Nährmaterials — des sog. Dotters — mitberücksichtigt werden, welche den bei weitem größten Teil des Ganzen ausmachen; aber auch die dotterarmen Eizellen können noch an der Grenze der makroskopischen Sichtbarkeit stehen und etwa die Größe von 0,05 mm erreichen.

Die Frage über die Abgrenzung des Zelleibes nach außen hat im Laufe der Ausbildung unserer Kenntnis der Zelle eigentümliche Umwandlungen erfahren: indem die ersten Etappen der cytologischen Forschung vorwiegend an pflanzlichen Objekten zurückgelegt wurden, mußte man, unter Berücksichtigung der dicken Cellulosemembran und des spärlichen Protoplasmas der erwachsenen pflanzlichen Zellen, das Hauptgewicht auf die erstere verlegen und die Membran für einen konstanten und kardinalen Bestandteil jeder Zelle erklären. Ganz allmählich und hauptsächlich durch M. Schultze's Forschungen hat sich die Erkenntnis Bahn gebrochen, daß eine Membran eher in einen Gegensatz zu wirklichen Zollorganoiden gesetzt, als zu solchen hinzugezählt werden muß, da sie als totes Produkt der Zelltätigkeit, an den Lebenserscheinungen der letzteren keinen Anteil hat und als äußeres Skelett derselben, rein mechanische Bedeutung als Schutz- und Stützvorrichtung der Zelle besitzt. Eine solche „äußere“ Membran, welche in so weiter Verbreitung den pflanzlichen Zellen zukommt, ist auch zahlreichen Protozoen, und zwar aus verschiedenen chitinartigen Substanzen, als kunstvoller Panzer aufgebaut, eigen. Alle diese Membranen sind nur in jugendlichem Zustande, während ihrer Ausbildung, mit dem eigentlichen Zelleibe organisch verbunden; sind sie einmal ausgeschieden, so können sie ohne direkte Beschädigung der betreffenden Zelle von derselben abgelöst werden und bekunden dadurch ihren rein passiven Charakter.

Ganz anderer Art sind die oberflächlichen Begrenzungen der Zellen, welche man nach F. E. Schulze's Vorschlag in treffender Weise mit dem Namen der Pellicula und Crusta belegen kann. Sind auch die ersteren morphologisch scharf von dem eigentlichen Zellleibe abgesetzt, so bekunden sie häufig durch ihren Anteil an dem äußeren Stoffwechsel der Zelle, auch als Sitz verschiedener motorischer Organoide, ihre Hinzugehörigkeit zum eigentlichen Zelleibe. Solcher Art oberflächliche Differenzierungen sind in besonders ausgiebigem Maße zahlreichen Protozoen (Infusorien) und den freien Oberflächen der Gewebszellen eigen. Noch inniger ist der Zusammenhang der mit dem Namen „Crusta“ belegten oberflächlichen Differenzierungen mit den inneren Schichten des Protoplasmas. Es werden nach Schulze's Vorschlag diejenigen Gebilde als „Crusta“ bezeichnet, welche ähnlich der Käsekruste usw. eine scharfe Abgrenzung und gewisse Festigkeit nach außen besitzen, jedoch ganz kontinuierlich und ohne nachweisbare Grenze in die, zumeist flüssigen Innenschichten des Zellplasma übergehen, somit keine doppelten Konturen besitzen. Diese Krusten fallen vielfach mit der anderen Bezeich-

nung, dem „Ektoplasma" zusammen, und sind auch bei vielen, in ihren übrigen Eigenschaften als nackt geltenden Zellen vorzufinden (vgl. Kap. I).

Aber auch bei denjenigen Zellen, welche keine morphologisch nachweisbaren oberflächlichen Differenzierungen aufweisen, muß eine differente Beschaffenheit der Zelloberfläche angenommen werden, welche in diesen Fällen als sog. Plasmahaut (Pfeffer) bezeichnet wird (vgl. Kap. I).

Den oberflächlichen Differenzierungen der Zellen müssen schließlich ihre Bewegungsorganellen hinzugerechnet werden. Es sind vorwiegend lange protoplasmatische fadige Fortsätze, welche in seltenen Fällen durch Festhaften an der Unterlage wie echte Füßchen, der hinzugehörenden Zelle das Fortkriechen ermöglichen, der Hauptsache nach, als schlagende Cilien oder Geißeln wie echte Ruderorgane der Zelle funktionieren; bei völliger Identität dieser Gebilde bei verschiedensten Protophyten, Protozoen und den Metazoenzellen können dieselben trotzdem, wie leicht einzusehen, nur die frei lebenden Einzelindividuen zur Lokomotion veranlassen, bei ihrer Tätigkeit an der Oberfläche der durch ihren Verband fixierten Zellen müssen sie umgekehrt einen Strom in den umgebenden Flüssigkeiten und schwimmenden Körpern veranlassen.

Viel mannigfaltiger als die Konfiguration und Beschaffenheit der Oberfläche, von ganz unerschöpflichem Reichtum ist die Morphologie des Zellkörpers selbst und seiner Organe.

Jeder Versuch einer Klassifikation derselben muß entweder an der Unvollständigkeit oder Einseitigkeit des Ausgangspunktes, oder an Unübersichtlichkeit scheitern; oder, was noch nachteiliger ist, es müssen rein äußerliche, biologisch nebensächliche Merkmale als Prinzipe der Klassifikation benutzt werden.

Das erste, was der überwiegenden Mehrzahl der Zellen eigen ist, ja das einzige, was uns erlaubt, die Protisten mit den eigentümlichen Bauelementen der Gewebe unter einen Begriff zusammenzufassen, ist die Zusammensetzung derselben aus dem Zelleib und Zellkern. Diese Einteilung gilt allerdings nicht ausnahmslos, da einige niederste Protisten einen Kern vermissen lassen (vgl. Tl. II u. III); es sind aber auch in diesen Fällen meistens morphologische, oder wenigstens chemische Aequivalente eines solchen nachweisbar; in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist der Kern ein morphologischer Begriff, ein mit scharfen Grenzen versehenes Zellorgan; als ganz ausnahmslos, kann seine vollständige, allseitige Umhüllung von dem Hauptelement des Zellkörpers — dem Protoplasma — angesehen werden.

Wenn wir die Beschaffenheit des Zelleibes auf seine allereinfachste primitivste Form zurückführen wollen, so sehen wir meistens eine farblose, schwach opake oder ganz durchsichtige Masse, welche durch ihre Bewegung, Formwechsel usw. den Eindruck einer zähen Flüssigkeit macht, was auch durch die objektive Untersuchung bestätigt wird.

Die zahllosen Versuche, eine allgemein gültige Strukturformel für dieses „Protoplasma" zu finden, scheitern an der Unhaltbarkeit des Ausgangspunktes.

Da unserer ganzen Betrachtungsweise gemäß der Zelleib ein Organismus ist, und folglich ein Bau aus hormonisch zusammen-

wirkenden verschiedenen Einzelteilen sein muß, so kann füglich eine gleichmäßige Struktur verschiedenen Zellbezirken, welche alle Protoplasma enthalten, nur insofern zukommen, als in den vereinzelten allgemeinen Eigenschaften aller Bezirke entspricht: wenn wir z. B. die Voraussetzung machen, daß jeder kleinste Zellbezirk in bestimmten Beziehungen zum Sauerstoff steht und zur Aufnahme desselben bestimmter Strukturen bedarf, so liegt immerhin die Berechtigung vor, diese Strukturen in allen Zellteilen, ja eventuell in allen Zellen als gleichartig vorauszusetzen. Ob jedoch solche allgemeine, jedem Zellbezirk gleiche Eigenschaften überhaupt existieren, ist höchst zweifelhaft; sie müssen jedoch, in allen Fällen im Vegleich zu der ausgesprochenen Heterogeneität der Mehrzahl der Funktionen und Prozesse innerhalb jedes kleinsten Zellbezirkes, völlig in den Hintergrund treten; solche weitgehende Heterogeneität, wenn auch vielleicht nur in chemischer Zusammensetzung, muß schon bei den einfachsten, morphologisch völlig undifferenzierten Zellen, mit beinahe zwingender Notwendigkeit erschlossen werden (vgl. Kap. II).

Falls wir überhaupt Veranlassung und Berechtigung haben, für die komplizierten Lebensprozesse der Zelle innerhalb derselben adäquate Strukturen zu erwarten, so müßten wir eigentlich darüber überrascht sein, wie gering an der Zahl die vorkommenden oder uns bekannten Strukturtypen innerhalb der Zellen sind; es muß jedoch stets im Auge behalten werden, daß das Protoplasma nur ein Sammelbegriff für ein ungemein kompliziertes Gemenge einzelner Stoffe ist, von denen wir weder die chemische Zusammensetzung, noch die Gesetze ihrer Verknüpfung kennen. Damit soll jedoch durchaus nicht behauptet werden, daß das Gemenge ein regelloses sei, oder daß uns die Elemente desselben noch gänzlich unbekannt blieben.

Als besonders häufig im Protoplasma auftretende Gebilde muß man dicke und dünne, kurze und lange Fädchen (Filamente), verschieden große, zuweilen stark lichtbrechende Körnchen (sog. Granula, Mikrosomen) und endlich feine, dünnwandige Waben hervorheben. Diese drei geometrischen Konfigurationen scheinen in ganz außerordentlich vielseitiger Weise verwendungsfähig zu sein: so finden z. B. fadige Strukturen Verwendung bei Stütz- und Befestigungsorganen der Zelle, wahrscheinlich auch zur Fortleitung der Reizzustände, zum aktiven Formwechsel usw. Die granulären und wabigen Bildungen scheinen in ganz besonderem Maße dem Dienste der stofflichen Umsätze der Zelle adaptiert zu sein.

Sämtlichen, unseren Mikroskopen bis jetzt zugänglichen morphologischen Elementen, ist jedoch nur die ganz beschränkte Dignität von Arbeitsvorrichtungen oder funktionellen Strukturen der Zelle beizumessen: tritt der entsprechende Funktionszustand innerhalb der Zelle nur periodisch oder sporadisch auf, so sehen wir die entsprechenden Strukturen auftauchen und wieder verschwinden. So treten z. B. komplizierte strahlige Apparate innerhalb der Zelle zur Zeit und im Dienste der Zellteilung auf, ohne dauernd das ganze Zellgefüge zu beeinflussen, die granulären Strukturen — in bestimmten Sekretionsstadien usw. Es kann somit keine der oben erwähnten Strukturen den Anspruch auf eine vitale oder Lebensstruktur erhalten; die materiellen Bedingungen des Lebendigseins einer Zelle bleiben uns vorläufig verborgen, — wir kennen nur, und auch nur zum Teil, die morphologischen Substrate für die Einzelverrichtungen und

Arbeit der Zelle. Wir könnten z. B. durchaus nicht präzisieren, was an der Zelle zerstört werden muß, um sie lebensunfähig zu machen, ihren Tod zu verursachen.

Die überwiegende Mehrzahl der Zellen, sowohl im freien Zustande, als Mikroorganismen, wie auch im Gewebsverband der höheren Organismen, verlassen frühzeitig das indifferente, primitive Stadium, welches zwar die Summe der Lebensbedingungen in sich verwirklicht, jedoch eine konstante Form und Gestalt noch vermissen läßt. Es treten frühzeitig Arbeitsdifferenzierung und Organbildung innerhalb des bis dahin gleichartig aussehenden formlosen Protoplasmaklumpens auf, welche eine Fülle neuer Probleme und Begriffe bieten.

Im Entwicklungsgange der Metazoen haben wir Gelegenheit auch die progressive Entwicklung der, zunächst noch indifferenten Furchungszellen, ihrer Ausrüstung mit spezifischen Merkmalen und Organen, ihre sog. Histogenese zu verfolgen; die Phylogenese der verschiedenen Protistenarten bleibt ein völlig dunkles und rätselhaftes Gebiet, in welchem eine ev. aufgestellte Entwicklungsreihe naturgemäß nur als Vorstellungsbild, als Paradigma, nicht auch als Ausdruck wirklichen Geschehens aufgefaßt werden darf.

Diese phylogenetische Reihe der Entwicklungsgeschichte der Zelle, resp. des Protoplasma, schlägt ganz eigenartige, im Metazoenkörper ganz unbekannte Wege ein; die bis dahin formlose Zelle schafft sich eine konstante, typische Form durch Ausscheidung eines äußeren oder eines inneren Skelettes, aus organischen chitinartigen oder anorganischen Substanzen; das Skelett kann zu einem Meisterwerk skulptureller Feinarbeit werden, entspricht aber durchaus nicht dem völlig amorphen, primitiven Zustand der eigentlichen lebenden Weichteile, des Protoplasmas, welches sich in keiner Hinsicht von seiner ursprünglichsten Beschaffenheit unterscheidet.

Ganz neue Verhältnisse werden dagegen durch echte Differenzierungsvorgänge innerhalb der Zellen geschaffen, wobei es zum Teil zur Entstehung spezifischer fixer Zellorgane, zum anderen nur vorübergehender Zellerzeugnisse kommt, deren Beziehungen zum ursprünglichen Zellplasma durchaus nicht immer eindeutig sind.

Es besteht ein dringendes Bedürfnis, für die sekundär im Protoplasma und aus demselben entstehenden Bildungen eine, das Verhältnis beider zum Ausdruck bringende Bezeichnung einzuführen. Die Schwierigkeit einer solchen liegt jedoch in ihrer sicheren Anwendung auf ganz bestimmte Bildungen.

Wenn man z. B. in einer Muskelzelle die speziellen Differenzierungen — die sog. kontraktilen Fibrillen — als „paraplasmatische" Gebilde (Kupffer) von dem indifferenten „Protoplasma" welches zwischen denselben im anscheinend ursprünglichem Zustand verbleibt, unterscheidet, so soll damit besagt werden, daß die Fibrillen, als Plasmaprodukte, speziellen Verrichtungen und Funktionen obliegen und mit adäquaten Eigenschaften ausgerüstet sind, jedoch nichts von den kardinalen Eigenschaften des Protoplasmas — Assimilationsfähigkeit, Wachstums- und Vermehrungsfähigkeit und anderen uns unbekannten Eigenschaften, besitzen sollen. Es ist jedoch durchaus unbewiesen, daß diese scharfe Sonderung im gegebenen Falle tatsächlich vorliegt, da z. B. nach der Ansicht vieler Autoren, die Fibrillen assimilations- und wachstumsfähig sind; ebenso unsicher ist es, daß das amorphe zwischen denselben gelegene Sarcoplasma, noch die

gesamten Eigenschaften des echten, lebensfähigen Protoplasmas in ihrer Integrität, nach der Ausscheidung der Fibrillen beibehielt.

Ein sicheres Urteil gestatten uns in diesen und ähnlichen Fällen nur die neuhinzugekommenen, morphologischen oder funktionellen Eigenschaften der cellulären Differenzierungen, welche allerdings eine Sonderstellung derselben, aber ohne einen, von KUPFFER gedachten Gegensatz, vielleicht als „alloplasmatische" Bildungen (KÖLLIKER, MÜLLER) gerechtfertigen; ebenso unsicher werden auch die Abgrenzungen werden müssen, wenn wir die unleugbar nicht lebenden Produkte der Zelltätigkeit, wie Nährstoffe u. A. von dem eigentlichen Protoplasma abzusondern versuchen. So leicht die Diagnose in den extremen Fällen oder Endetappen ähnlicher Vorgänge erscheint, so schwer ist der Zeitpunkt zu bestimmen, von welchem ab ein bestimmter Plasmabezirk zum Paraplasma (oder Deutoplasma E. v. BENEDEN) wird.

Es muß somit gefolgert werden, daß die von KUPFFER u. A. vorgeschlagene Sonderung der Plasmabestandteile einem berechtigten klassifikatorischen und metodologischen Bedürfnisse entspringt, jedoch zurzeit als diagnostisches Mittel in sehr vielen Fällen versagt.

Echte stabile Plasmadifferenzierungen — alloplasmatische Gebilde, kommen in der Protistenwelt nur in Andeutungen, und nur bei einigen höheren Repräsentanten derselben — den Infusorien — vor. Es sind hier verschiedene motorische Organellen, die sowohl als Lokomotionsorgane, wie als Apparate zum Nahrungsfang, Schutzvorrichtungen, bei einigen Infusorienarten einen ganz erstaunlich hohen Ausbildungsgrad erlangen, aber auch in diesen Fällen aus relativ einfachen Bestandteilen, meistens nur Cilien und feinsten kontraktilen Fibrillen zusammengesetzt sind.

Eine ganz andere, sehr häufig dominierende Stellung, fällt dagegen den alloplasmatischen Bildungen in der Mehrzahl der Gewebszellen der höheren Organismen zu. Es sind hier stabile nur ausnahmsweise wieder einschmelzende Differenzierungen des Zelleibes, Arbeitsstrukturen, welche ihre Trägerinnen zu spezifischen Funktionen befähigen, aber andererseits ihre autonome Existenzfähigkeit so weit herabdrücken, daß die betreffenden Zellen, aus ihrem Verbande gelöst, in kurzer Zeit zugrunde gehen: die Lebenszähigkeit der einzelnen Zellarten ist infolge dieser Bedingungen eine recht verschiedene; es erweisen sich, wie auch zu erwarten war, diejenigen am widerstandsfähigsten, welche von alloplasmatischen Differenzierungen nur wenig berührt werden; in besonderem Maße gilt dieses für Flimmerzellen, die tagelang im abgelösten Zustande weiter schlagen: wie wenig die Differenzierung und der Lebensunterhalt des Flimmerapparates die anderen vitalen Leistungen der Zelle beeinträchtigen, ist übrigens aus der hohen Ausbildung der Flimmerapparate bei zahlreichen Protozoen ersichtlich.

Besonders hoch spezialisierte Zellen sind im höchsten Grade von ihrer Umgebung und äußeren Lebensbedingungen abhängig: die Nervenzellen sterben fast momentan beim Abschneiden der Sauerstoffzufuhr ab, und können noch weniger eine Isolation aus ihrem Verbande überleben.

Die nachteiligen Folgen der alloplasmatischen Differenzierungen für das Eigenleben der betreffenden Zellen, lassen sich allerdings, nach dem Gesamtvolumen und der Ausbildungshöhe der ersteren,

nicht unmittelbar abmessen. So sind z. B. die quergestreiften Muskelzellen, wie keine andere Gewebsart von den hochspezialisierten kontraktilen Fibrillen ausgefüllt, was ihre auffallende Lebenszähigkeit anscheinend nicht direkt beeinträchtigt; es ist aber, streng genommen nicht die echte Lebenszähigkeit, welche hier zum Vorschein kommt, da wir an der überlebenden Muskelzelle, ebensowenig wie an der im lebenden Körper befindlichen, andere Attribute des Lebens, als ihre ganz einseitige Funktion wahrzunehmen vermögen: es kann somit aus der großen Resistenzfähigkeit derselben nur gefolgert werden, daß die alloplasmatischen Gebilde der Muskelzelle mit geringem Stoffverbrauch arbeiten.

Der graduelle Verlust der autonomen Lebensfähigkeit der Metazoenzellen, Hand in Hand mit ihrer Differenzierungshöhe, ist der wichtigste Faktor des Zusammenlebens der Einzelzellen, der Möglichkeit einer Organismusbildung. Sie wirft aber auch gleichzeitig ein grelles Licht, auf die Voreiligkeit der Schlußfolgerungen auf die prinzipielle Identität der Protozoen- und Metazoenzelle, auf die gleichlautende Auffassung beider, als „Elementarorganismen"; sind ja, wie weiter des näheren ausgeführt werden soll, zahlreiche Zellkategorien im vielzelligen Organismus nur unter völligem Verlust jeder wirklichen Lebenserscheinung, unter physiologischem Absterben, für den Organismus dienstlich!

Das engste verknüpfende Band der verschiedensten Erscheinungsformen der Zellen, die einzige Möglichkeit die Mikroorganismen für einzellig zu erklären, ist durch das Verhalten des sog. Zellkernes bedingt.

Die Definition und namentlich eine schematische Formel für denselben haben mit noch größeren Schwierigkeiten als die analogen Aufgaben bei der Erforschung des Protoplasmas zu kämpfen.

Der Kern ist ein von dem Zelleib stets scharf abgesetztes, vom Protoplasma allseits umschlossenes Gebilde. In der überwiegenden Zahl der Fälle annähernd kugelig oder ellipsoid, nimmt er bei manchen Zellarten oder in gewissen Funktionsstadien ganz unregelmäßige, reich verzweigte Formen an.

Die Hauptunterscheidungsmerkmale des Kernes von dem umgebenden Protoplasma sind seine stärkere Lichtbrechbarkeit im lebenden Zustand, wodurch er, namentlich seine Konturen zuweilen obwohl durchaus nicht immer, durch ihren Glanz von dem matten Untergrund sich abheben; das eingehendere Studium und sichere Erkennen des Kernes, namentlich in kleineren Zellen, wurde aber erst durch seine spezielle, intensive, ziemlich früh entdeckte Färbbarkeit mit gewissen Farbstoffen, ermöglicht.

Der Kern wurde allmählich zum Hauptkriterium einer echten Zelle erhoben und gleichzeitig, nach Auffinden analoger Gebilde bei den Mikroorganismen, dieselben, als einzellige Wesen, hauptsächlich auf Grund ihrer Kernverhältnisse diagnostiziert. Die Anzahl der Kerne, als das ausschlaggebende Kriterium eines cellulären Individuums zu wählen, erweist sich jedoch in sehr vielen Fällen als eine Quelle unentwirrbarer Widersprüche: sehr viele Zellen, deren Einheitlichkeit außer jedem Zweifel steht, sind dauernd oder vorübergehend mehrkernig; treffen wir nun andererseits kleinere oder größere Gewebs-

bezirke, in welchen wir eine kontinuierliche Plasmamasse mit zahlreichen, darin zerstreuten Kernen finden, wie sie namentlich vorübergehend im Laufe der Ontogenese, bei manchen, namentlich pflanzlichen Organismen, dauernd vorkommen, so zögern wir nicht, diese „Syncytien" für echte Zellaglomerate oder Fusionen einzelner Zellindividuen unter Beibehaltung eines hohen Grades funktioneller Unabhängigkeit, zu erklären. Haben wir andererseits Gelegenheit, auch im Protistenreich Arten mit mehreren Hundert, im ganzen Zelleibe zerstreuter Kernen zu finden, so werden wir dieselben trotzdem, in Anbetracht ihrer offenbaren, nahen Verwandtschaft zu exquisit einkernigen Formen, ebenfalls den unicellulären Organismen hinzuzählen.

Was soll nun als untrüglich festes Kriterium eines Zellindividuums gelten? Sind es scharfe Zellgrenzen, distinkte Zelloberflächen, oder sind es einzelne kernhaltige Bezirke?

Daß die Forschung meist ohne allzu großes Zögern sich in jedem speziellen Falle bald nach dem einen, bald nach dem anderen Merkmale richtet, zeigt uns, daß eine Summe verschiedener Begleiteigenschaften für unsere Begriffsbildung maßgebend ist, und daß keine von ihnen vereinzelt und losgelöst als Richtschnur dienen kann.

Es ist in der Tat ungemein schwer, für den Zellkern allgemein gültige diagnostische Merkmale aufzustellen, wenn man von der vorhin erwähnten speziellen Färbbarkeit desselben absehen möchte. Es muß daher letztere Eigenschaft, welche in gewissem Grade als mikrochemische Reaktion auf einige Kernsubstanzen gelten kann, in erster Linie und zuweilen einzig und allein berücksichtigt werden.

Man könnte somit, obwohl es dem herkömmlichen, aus der Betrachtung einiger spezieller Zellarten entsprungenen Brauche nicht entspricht, vom Zellkerne eine folgende allgemein gültige Vorstellung zu geben versuchen. Alle Zellen besitzen, soweit uns bekannt, gewisse, von den übrigen Plasmabestandteilen ziemlich scharf abgeschiedene, färberisch und auch chemisch differente Stoffe, unter denen das sog. Chromatin — ein phosphorhaltiges Proteid — eine dominierende Stellung einnimmt. Abgesehen von einigen niedersten pflanzlichen Mikroorganismen, bei denen diese Stoffe in fein verteilter, zuweilen sogar ganz diffuser Form im ganzen Zelleibe vorzukommen scheinen, sind diese Kernstoffe, unter bestimmten architektonischen Verhältnissen, bald in einem, bald in mehreren, scharf abgeschiedenen Körpern innerhalb der Zelle lokalisiert.

Es ist eine, bis jetzt noch nicht genügend geklärte Frage, inwieweit die Vielkernigkeit einer Zelle eine Rückwirkung auf ihr gesamtes Getriebe besitzt; es ist vor allem bei Beurteilung dieser Frage, stets die Möglichkeit zu erwägen, daß uns höchst wahrscheinlich Konvergenzerscheinungen vorliegen, welche ganz heterogenen Prozessen und Ursachen entsprungen, sich auch dementsprechend einer einheitlichen Deutung durchaus nicht fügen können: so sind z. B. syncytiale Bildungen im Laufe der Ontogenese in ganz unleugbarer Weise in manchen Fällen nur als eine Art verzögerter oder unvollständigen Zellteilung anzusehen und dementsprechend auch als einzelne, morphologisch nicht scharf geschiedene einkernige Zellen zu betrachten. Man kann somit mit voller Berechtigung in diesen und ähnlichen Fällen den fehlenden morphologischen Grenzen Rechnung tragen, indem man nach SACHS', KÖLLIKER's und KUPFFER's Vor-

schlag den morphologischen Begriff der Zelle, durch den mehr funktionellen einer „Energide“ ersetzt und dadurch Einheiten des autonomen Geschehens unterscheidet. Es wäre jedoch, aus verschiedenen Gründen direkt undenkbar, den entsprechenden Begriff auf manche andere, temporär oder ständig mehrkernige Zellen zu übertragen. Es müßte in der Tat zu ganz absurden Konsequenzen führen, wenn man in einem einkernigen Infusor eine funktionelle und biologische Einheit vermutet, in einem, dem ganzen Wesen und Organisation nach, nahe verwandten Opaline oder einen andern, mehrkernigen Form, entsprechend der Kernzahl — Hunderte von Geschehenseinheiten annehmen wollte.

Ohne zu ähnlichen, methodologisch ganz falschen Vorstellungen zu greifen, kann man die auffallende Vielkernigkeit mancher Protozoen und Metazoenzellen in ungezwungener Weise aus den speziellen Lebensbedingungen, resp. Arbeitsleistungen der betreffenden Zellen ableiten: da, wie es speziell für viele Drüsenzellen nachweisbar ist, die periodisch auftretende und mit Zunahme der Gesamtkernoberfläche einhergehende Kernvermehrung mit den Zuständen der regsten stofflichen Tätigkeit zusammenfällt, bei welcher der Kern höchstwahrscheinlich aktiv beteiligt ist, so liegt der Gedanke nahe, ähnliche Momente auch bei Protozoen zur Erklärung mit heranzuziehen, wobei sich so manche in diesem Sinne verwertbare Tatsachen ergeben.

Durch die Betonung der chemischen Charakteristik des Kernes sollen seine morphologischen Differenzierungen namentlich bei höheren Zellformen nicht in den Hintergrund gedrängt werden.

Obwohl die meisten Punkte der feineren Kernorganisation, namentlich durch die mehr skeptische Auffassung der Forschung der letzten Jahre, sehr weitgehenden Kontroversen unterworfen sind, muß aus der Betrachtung der eigentümlichsten Etappe im Leben des Kernes — aus seinem Teilungsvorgange — mit zwingender Notwendigkeit gefolgert werden, daß ganz bestimmte, für jede Kernart typische architektonische Verhältnisse dem Kernbau zugrunde liegen.

Es ist auch tatsächlich in vielen Zellarten eine ganz bestimmte Anordnung und Verteilung der Chromatinmassen innerhalb der übrigen Kernbestandteile mit Sicherheit nachzuweisen.

Wie sich aus unserer kurzen Uebersicht ergibt, ist das Substrat der Lebenserscheinungen stets und ausnahmslos an die Anwesenheit zweier Sammelbegriffe — des Protoplasma mit seinen alloplasmatischen und deutoplasmatischen Erzeugnissen und der Kerne mit ihren chemisch spezifischen Chromatinsubstanzen gebunden. In der großen Mehrzahl der Fälle sind größere und kleinere Bezirke des Protoplasmas mit einem oder mehreren hinzugehörenden Kernen in scharf umschriebene morphologische Einheiten gesondert, die dann die Bezeichnung „Zellen“ verdienen; fehlt in einem größeren Gewebsbezirk eine derartig scharfe Sonderung, so müssen wir in vielen Fällen einzelne Geschehensherde einteilen — sog. Energiden theoretisch abgrenzen, in anderen Fällen dagegen, die Vielheit der Kerne mit dem hinzugehörenden Plasma als ein biologisch unzerlegbares Ganzes betrachten.

Die Mehrzahl der Biologen fügt in das Schema einer echten

Zelle noch einen dritten Zellbestandteil als ständiges Organ desselben ein: das ist das sog. Centrosoma oder die Sphäre — welche als Teilungsorgan, nach manchem sogar als allgemein „motorisches" Organ der Zelle aufzufassen wäre. Diese Betrachtungsweise erscheint uns aus vielen Gründen unhaltbar.

Abgesehen von der durchaus mangelhaften morphologischen Begründung dieser Anschauung — von der großen Unwahrscheinlichkeit eines Nachweises von Centrosomen in vielen Zellen, wo solche bis jetzt noch vermißt werden, lassen sich noch folgende Einwände geltend machen: eine große Anzahl der Metazoenzellen, namentlich die hochdifferenzierten, vermehren sich nur noch ausnahmsweise; die Teilbarkeit der Zelle kann somit durchaus nicht als eine integrierende Eigenschaft derselben, ähnlich wie gewisse Vorgänge des Stoffwechsels, der Reizbarkeit usw. angesehen werden: es ist aber höchst eigentümlich, daß speziell da, wo dieselbe ein ganz notwendiges Lebenselement, wie bei Protisten erscheint, ein Centrosoma oder auch ein entferntes Analogon desselben stets vermißt werden; aber noch mehr: die komplizierten Vorgänge der Kern- und Zellteilung lassen in der Regel nichts von einer strengen Koordination oder gar Subordination der Einzelprozesse erkennen, wie eine solche notwendigerweise beim Vorhandensein eines dirigierenden Teilungsorganes zu Tage treten müßte.

Es ist aber hauptsächlich die Gesamtheit der Umstände, welche eine Zellteilung veranlaßt, welche der Aufstellung eines autonom tätigen, aktiven Teilungsorganes im Wege steht: der Zeitpunkt des Auftretens einer Teilung der Mehrzahl der Metazoenzellen, ja das Auftreten einer solchen überhaupt, ist in solch hohem Maße von äußeren, dem Zellgetriebe selbst fernliegenden Momenten abhängig, daß das Eintreten derselben, als Resultat periodischer Umwandlungen innerhalb eines bestimmten autonomen Zellorganes als ausgeschlossen erscheint. Wird der Zellteilungsvorgang dagegen von außen her ausgelöst, so entrollt sich uns in vielen Fällen ein Mechanismus, welcher einem in feste, unverrückbare Normen eingezwängten Reflexvorgange durchaus unähnlich ist: nur in letzterem Falle könnte aber an eine Tätigkeit eines speziellen Teilungsorganes der Zelle gedacht werden, welcher durch äußere Reize veranlaßt, ein automatenhaft geregeltes Geschehen innerhalb der Zelle, wie eine in Gang gesetzte Uhr, veranlassen könnte. Wenn somit, weder aus inneren periodischen Prozessen innerhalb der Centrosomen, noch durch seine Vermittelung als Reflexorgan, eine Kern- und Zellteilung zu Stande gebracht werden können, so muß das Centrosoma auch in den Zellen, in welchen es sicher identifiziert werden kann, seiner hohen, aber nicht gerechtfertigten Stellung, als ständig vorkommendes „Teilungsorgan" der Zelle entkleidet werden. Seine Zugehörigkeit und Betätigung bei dem Zellteilungs- und namentlich dem Kernteilungsvorgange ist selbstverständlich nicht in Frage zu stellen. Es ist jedoch bei dem heutigen Stande unseres Wissens, der Begriff eines Teilungsorganes oder eines motorischen Centrums der Zelle, oder die Erwartung eines solchen ständigen Zellbestandteiles, als durchaus unberechtigt zurückzuweisen.

Die kurze Uebersicht über die Hauptbestandteile der Elemente eines höheren Organismus und ihr Vergleich mit entsprechenden Gebilden der Protisten liefern uns eine genügende Grundlage zu Verknüpfung beider Gebilde unter eine gemeinsame Bezeichnung — die der Zelle. Da jedoch unsere Schilderung vorläufig in einseitiger Weise die morphologischen Merkmale unserer Objekte berücksichtigt, muß der Identitätsnachweis und gleichzeitig auch die vergleichende Charakteristik der Gewebszelle eines höheren Organismus und des Protistenleibes auch auf das ganze Lebensgetriebe beider ausgedehnt werden.

Wenn man von dem unfruchtbaren und unerfüllbaren Gedanken und Wunsche absieht — das Wesen des Lebens zu definieren und dasselbe vom Unbelebten scharf zu trennen, so bleibt uns die Möglichkeit und Notwendigkeit vorhanden, die kardinalen Lebensäußerungen eines gegebenen Organismus zusammenzustellen und scharf zu charakterisieren; es darf jedoch in keinem Falle über den Gesamtumfang der Lebenserscheinungen bei einem gegebenen Individuum auf Grund analoger Befunde bei anderen, ihnen fernstehenden präjudiziert werden. Die Summe der Merkmale, welche das Leben eines höheren Organismus charakterisieren, findet u. U. auf die Betrachtung eines primitiven Lebewesens übertragen, keine Anwendung: der Entwicklungsgedanke, welcher die morphologische Seite der Biologie seit längerer Zeit beherrscht, muß folgerichtig auch auf alle anderen Eigenschaften des Lebenden ausgedehnt werden und eine, für einen höheren Organismus kardinale Lebensäußerung oder Eigenschaft in der phylogenetischen Entwicklungsreihe ziemlich spät zum ersten Male aufdämmern können.

Wir haben somit keine Veranlassung, im Lebensgetriebe eines Protozoon das getreue Spiegelbild eu minuature eines solchen eines höheren Organismus, oder wenigstens Anlagen zu sämtlichen Eigenschaften eines solchen zu erwarten oder zu vermuten.

Ebensowenig dürfen wir unsere Erwartungen in bezug auf den Anteil der einzelnen Metazoenzellen an den Verrichtungen des komplexen Ganzen, zu hoch spannen.

Der von R. Virchow zuerst aufgestellte, dann unzählige Male wiederkehrende Satz oder Vergleich eines Metazoenorganismus mit einem Zellenstaat oder Zellrepublik läßt sich in seiner Integrität nicht aufrecht halten, oder muß Erweiterungen erfahren, welche die Tragweite des Vergleiches bedeutend einschränken müssen.

Es lassen sich sehr zahlreiche Geschehensarten, vielleicht sogar die allerwichtigsten im höheren Organismus anführen, deren Zerlegung in Elemente, wenn überhaupt ausführbar, oder sinngemäß, jedenfalls nicht im Sinne einer Zuteilung der letzteren den Einzelzellen des Substrates oder Organes, in welchem das Geschehen sich abspielt, geschehen kann: in vielen Fällen verlangt der betreffende Vorgang schon in seiner denkbar elementarsten Form das Zusammenwirken, eine Koordination mehrerer Zellen, in anderen ist die ganze Geschehensweise von der Art des cellulären Gefüges des Substrates ganz unabhängig.

Wenn man eine Uebersicht über die verschiedenen Gebiete des biologischen Geschehens wirft, um sich eine Vorstellung darüber zu bilden, inwiefern die Zelle uns ein vereinfachtes, elementares Bild der uns in den höheren Organismen entgegentretenden Bauverhält-

nisse und Verrichtungen darbietet, so ergibt sich in der Tat ein ein sehr ungleichmäßiger Anteil der elementaren Bausteine — der Zellen, an den Gestaltungen und Schicksälen des komplexen Ganzen — eines Organes oder gar eines Organismus.

Betrachtet man zunächst den Werdegang eines Organismus, die Gesamtheit der Entwicklungsprozesse aus der Eizelle zum fertigen Ganzen, so treten uns zahlreiche Vorgänge und Gestalten entgegen, in welchen die celluläre Zusammensetzung der betreffenden Keimabschnitte von nur untergeordneter Bedeutung für das typische Ablaufen derselben erscheint. So ist z. B. der Typus und Ablauf der Furchung, die Anzahl und Anordnung der Furchungseinheiten — der Blastomeren — von gar keiner Bedeutung für die ersten Gestaltungsvorgänge. Es können kaum zwei unähnlichere Furchungstypen gedacht werden, als wir sie beim Säuger- und Vogelei antreffen — und doch ist die axiale Anhäufung des embryonalen Materials — der Primitivstreifen — in beiden Fällen fast identisch (Whitman).

Die Gastrulationsvorgänge zahlreicher Wirbeltiere und namentlich Wirbelloser bieten uns ähnliche Beispiele. Bei der Froschgastrula geht die Einstülpung auf einem Stadium vor sich, wo der Embryo bereits aus Tausenden von Zellen besteht — ein morphologisch ganz entsprechender Vorgang bei manchen Wirbellosen geht unter Beteiligung von drei Entodermzellen vor sich. In diesen und zahlreichen analogen Prozessen der Formbildung, tritt uns das gesamte Keimmaterial als ein plastisches Ganzes, ganz unbekümmert um seine Zusammensetzung aus einer größeren oder geringeren Anzahl von Einheiten — den Furchungszellen — entgegen. Die Gestaltungsvorgänge der Gastrulation und zahlloser anderer embryonaler Vorgänge lassen sich somit aus den Leistungen einzelner Zellen gar nicht interpretieren, können nicht als Resultierende aus der geordneten Tätigkeit vieler selbsttätiger Komponenten — der Zellen angesehen werden. So wissen wir z. B. daß die cellulären Vorgänge bei der Einstülpung und Ausgestaltung der Medullarröhre in scheinbarem Widerspruch mit der erforderlichen Gestaltbildung ablauben, indem eine lebhafte Zellvermehrung nicht etwa an der konvexen, an Oberflächenausdehnung zunehmenden, sondern umkehrt, an der konkaven Fläche der Medullarplatte stattfindet. Von großem Interesse sind in dieser Hinsicht die Ermittelungen von Lillie, welcher eine sehr weitgehende morphologische Ausgestaltung eines Eies bis zur Bildung eines trochophoraähnlichen Gebildes ohne entsprechenden Zerfall in einzelne Zellen — somit ohne Furchung und ohne celluläre Tätigkeit, künstlich hervorrufen konnte.

Wenn wir uns auf diese wenige Beispiele aus der Entwicklungsgeschichte beschränken, welche uns die Tatsache erhärten sollen, daß das Erforschen der Gestaltungsvorgänge in zahlreichen Fällen keine Aufklärung von der Tätigkeit der einzelnen Bausteine — der Zellen zu erhoffen hat, daß mit anderen Worten, das gesuchte elementare Gestaltungsgeschehen nicht unbedingt ein celluläres Geschehen sein muß und kann, so eröffnen sich uns andererseits weite Gebiete in den Formgestaltungen und Lebensprozessen, welche ihre Urquelle, ihre wirklichen vorausgehenden Komponenten in den Einzelverrichtungen der Elemente — der Zellen haben. Es gehören hierher unendlich zahlreiche mechanische und chemische Prozesse im lebenden Organismus. Wenn wir z. B. einen Einblick in die Bewegungs-

erscheinungen des Lebenden, — die Muskelkontraktion werfen wollen, so wird uns der Schlüssel zum Verständnis derselben im relativ elementaren Geschehen — dem Kontraktionsvorgang einer einzigen Muskelzelle gegeben. Ebenso ist auch die Tätigkeit der Drüsen eine direkte Komponente der Einzeltätigkeiten ihrer Bausteine — der Drüsenzellen. Die Leber wiederholt im großen das, was jede einzelne Leberzelle im kleinen zu leisten vermag.

Je weiter man in den feineren Bau und Chemismus der einzelnen Organe und Gewebe eindringt, um so auffallender tritt die unendlich tief wurzelnde Spezifizität jeder Spezies zu Tage.

Wenn es bei einer oberflächlichen Betrachtung der Bauverhältnisse verschiedener Organe den Anschein erwecken könnte, als ob die Speziesunterschiede sich nur auf grobe Konfigurationen der einzelnen Organe, nicht auf ihr feineres Gefüge, oder gar auf ihren Chemismus erstreckten, so ergeben die neueren Forschungen sehr weitgehende Unterschiede nicht nur im Aufbau der Gewebe aus einzelnen Zellen, sondern und namentlich auch in der Morphologie und im Chemismus der einzelnen Zellen selbst. Am auffallendsten wird diese Erscheinung, wenn man die Tatsache berücksichtigt, daß diese Unterschiede namentlich auch in Organen nachweisbar sind, deren Funktion bei den einzelnen Spezies nichts für das letztere Spezifisches aufweisen kann. So führten z. B. ausgedehnte Untersuchungen der Entwicklung und des Baues der Linse Rabl zum Ergebnis, daß sowohl die Anordnung, wie die Größe und die Konfiguration der einzelnen Linsenfasern sogar nahe verwandter Spezies, wie z. B. verschiedener Amphibien etc. so sehr voneinander abweichen, daß ein geübtes Auge, an einem kleinen Bezirke der Linse unter dem Mikroskope die sichere Diagnose auf die betreffende Spezies stellen kann! Im höchsten Grade auffallend sind auch die Unterschiede der Spermien verschiedener sehr nahe stehender Tierformen, namentlich bei Amphibien, wie wir sie durch Ballowitz, Broman u. A. kennen.

Noch auffallender und allgemein bekannt sind die chemischen Unterschiede der meisten Körpersäfte und Sekrete, die verschiedene Zusammensetzung der Hämaglobine etc. Es ist dabei höchst eigentümlich, daß die Produkte einiger Organe, namentlich der Nebenniere, welche, wie kein zweites Organ in ihrer intimen Morphologie, d. h. Zellenstruktur, bei jeder Spezies abweichend ist, speziell in Bezug auf die physiologisch-chemische Tätigkeit eine sehr weitgehende Aehnlichkeit, wenn nicht gar Identität bei verschiedenen Spezies zeigt — es scheint zum mindesten für die physiologischen Wirkungen der Extrakte zuzutreffen.

In hohem Grade spezifisch sind auch in vielen Fällen histogenetische Processe bei nahe verwandten Arten. Auch für einzellige Wesen scheint nach Jensen's Untersuchungen die Spezifizität im Aufbau oder Chemismus sehr weitgehend zu sein, ja zum Teil noch weiter als bei Metazoen zu gehen. Abgeschnittene Pseudopodien können nach Jensen mit dem ganzen Rhizopoden zusammenfließen, nur falls es sich um dasselbe Tier handelt — bei Plasmateilen verschiedener Provenienz ist das Zusammenfließen ausgeschlossen. Man wäre beinahe berechtigt, mit Rabl zusammen zu sagen, daß jeder Organismus nicht nur in seinen Körperformen, sondern bis in die

letzte Zelle seiner Gewebe seine Individualität bewahrt, daß der Frosch, der Hund, der Mensch in jeder Zelle Frosch usw. wird.[1])

Wenn somit die Drüsentätigkeit und die stofflichen Vorgänge, der Stoffwechsel und Stoffaustausch im allgemeinen reine Zellenvorgänge sind und sich mehr oder weniger restlos auf Einzelleistungen der Zellen zurückführen lassen, so treten uns andererseits auch auf diesem Gebiete zahlreiche Processe entgegen, die erst durch Organisationen zustande gebracht werden konnten, welche sich überhaupt nicht mehr auf eine celluläre oder elementäre Einheit zurückführen lassen. Als Beispiel eines ähnlichen gemischten Verhaltens können wir die Niere der Wirbeltiere betrachten. Die Ausscheidung der meisten festen Harnbestandteile ist ein rein celluläres Geschehen. Das Getriebe einer einzelnen Zelle der gewundenen Kanälchen klärt uns über die betreffenden stofflichen Vorgänge völlig auf, und die Substanz einer ganzen Niere ist in dieser Hinsicht nur eine Summation einer unendlichen Anzahl kleiner Elementareinheiten.

Die Wasserausscheidung durch die Malpighi'schen Körperchen ist aber offenbar ein Prozeß, welcher überhaupt mit irgend einer Zerlegung auf einzelne Elemente ganz unvereinbar ist. Ob die Wände des Gefäßknäuls aus einzelnen Endothelzellen oder aus einer nicht cellulären strukturlosen Membran bestehen, ist ja offenbar gleichgültig für die Filtrationsvorgänge, welche nicht als im Sinne von Einzelleistungen kleinster Elemente angesehen werden können. Die Gesamtheit der mit der Blutzirkulation, Tätigkeit der verschiedenen Körpersäfte innerhalb der Körperhöhlen und des Darmsystems etc. in Beziehung stehenden Prozesse fügen sich somit keinesfalls einem cellulären Prinzip.

In weitestem Maße finden diese Erwägungen in ihrer Anwendung auf die Vorgänge im Centralnervensystem u. m. a. eine Bestätigung.

Wenn man somit als Aufgabe und entferntes Ziel der allgemeinen Biologie ein vollständiges für alle Lebewesen geltendes Bild der Gesetzlichkeit des Werdens und Geschehens des Lebenden betrachtet, so wird ihr Feld ein viel weiteres sein, als es durch Erforschung der Zelle geboten wird. Nur auf den Gebieten, in welchen das kompliziert Erscheinende sich als Resultante oder Summe von elementaren Einzelprozessen ergibt, wird die allgemeine Biologie zu einer cellulären werden können.

---

[1]) Dieser Satz würde allerdings eine bedeutende Einschränkung dadurch erfahren, daß zahlreiche Gewebe nahestehender Spezies sich physiologisch vertreten lassen, daß Implantationen fremder Gewebe und namentlich die oben erwähnten chemischen Wirkungen der Nebenniere, Schilddrüse etc. in vielen Fällen vom besten Erfolge begleitet sind. Es gehört auch hierher die Möglichkeit der Bastardierung, d. h. der wirksamen Befruchtung nicht nur durch den seiner morphologischen und chemischen Natur nach dem Ei angepaßten, sondern auch durch ziemlich abweichenden Samen.

Teil I.

Statik und Dynamik der Zelle.

Kapitel I.

Statik der Zelle.

A. Zellen ohne konstante Eigenform.

Jeder Versuch, den einzelnen Zellorganen ihre Funktionen und Eigenschaften abzulesen, darf vor allem einem Hauptpostulat nicht widersprechen, muß vielmehr mit demselben in Einklang gebracht werden. Dies Postulat sind die physikalischen Eigenschaften des Zellkörpers und seiner einzelnen Organe und Bestandteile, Eigenschaften, welche in bestimmtem, ziemlich ausgedehntem Umfange bei objektiver Betrachtung, zum Teil auch bei experimenteller Untersuchung erschlossen werden können. Es ist vor allem die Statik der Zelle als Ganzes und ihrer Einzelteile, welche als notwendige Bedingung und Grundlage des cellulären Geschehens einer eingehenden Betrachtung unterzogen werden muß.

In ähnlichem Umfange und ähnlicher Weise, wie die feineren Strukturen der Zelle, werden sich selbstverständlich auch ihre statischen und mechanischen Eigenschaften den sekundären Lebensbedingungen, der Arbeitsteilung im Metazoenverbande anpassen müssen — es wird somit bei dieser Aufgabe eine strenge Sonderung zwischen den Objekten, welche als möglichst undifferenziert, primitiv angesehen werden müssen und solchen, welche durch weitgehende Differenzierungen speziell nur ihnen zukommende Eigenschaften erwarben, durchzuführen sein. Die Mannigfaltigkeit der statischen und mechanischen Eigenschaften der letzteren Klasse ist schier unerschöpflich und wird rein deskriptiv zu schildern sein. Als in unserem Sinne primitiv gebaut sind vor allem diejenigen Zellen zu betrachten, denen eine ausgiebige Differenzierung notorischer Weise noch bevorsteht — mit anderen Worten — das Ei und namentlich die jungen Furchungszellen. In zweiter Linie kommen hier diejenigen Protozoen und Protophyten in Betracht, deren ganzer Zelleib mehr oder weniger homogen geblieben ist, da ja das Fehlen jeglicher Differenzierung und die primitive Beschaffenheit der Zelle in diesem Falle offenbar ist.[1])

[1]) Eine auch so homogen erscheinende Struktur einer Metazoenzelle läßt die Verwertung für unsere Zwecke immerhin als unsicher erscheinen, da man ja nie die Gewißheit haben kann, daß letztere autonom lebensfähig ist, d. h. daß die in ihr enthaltenen Eigenschaften für eine vitale Einheit ausreichen.

Weniger sichere Studienobjekte werden schließlich durch Zellen oder Zellverbände geboten, bei welchen ganz spezielle Differenzierungen für definierte Zwecke räumlich so scharf isoliert sind, daß man mit viel Wahrscheinlichkeit voraussetzen darf, der übrige Zellleib befände sich, von dieser Differenzierung unberührt, in einem relativ primitiven Zustande: dies gilt z. B. für viele pflanzliche Zellen, deren einzige lokale Differenzierung in einer Zellulosemembran besteht, welche allein den für den Dienst der Allgemeinheit erforderlichen Funktionen erfüllt.

Als erstes stellt sich die Frage, inwiefern wir von völlig nackten Zellen sprechen können und ob überhaupt solche, d. h. Klümpchen einer physikalisch homogenen Masse — des Protoplasmas — vorkommen. Wäre ein solches Vorkommnis die Regel, so dürften die Probleme der Zellstatik und Zellmechanik (indifferentes Plasma vorausgesetzt) sich zum größten Teil in solche des Aggregatzustandes des Plasmas — je nach seiner Konsistenz — als Flüssigkeit usw. auflösen lassen. Bilden dagegen völlig nackte Zellen einen relativ sehr seltenen, auf wenige Zellenarten beschränkten Befund, so müssen Zellmechanik und Statik der Zelle als Ganzes, von den analogen Problemen der Zellplasmas scharf geschiedenen und die Wichtigkeit beider Fragestellungen gleich gewürdigt werden: so ist ja evident, daß in allen Lebensprozessen, in welche die Zelle als Ganzes eingeht, auch die Eigenschaften in entsprechender Weise berücksichtigt werden wollen: so verhält es sich z. B. mit den Vorgängen, wie die Durchschnürung des Zelleibes bei der Zellteilung, die Leistungen der Zellen bei embryonaler Formbildung usw., kurz in den Fällen, wo die Zellen als Bausteine mit ihren mechanischen Eigenschaften in Tätigkeit treten und die inneren, stofflichen Vorgänge nicht in Betracht kommen — und umgekehrt — bei allen inneren, unendlich komplizierten Vorgängen im Zelleibe, würden nur alle Eigenschaften, somit auch die mechanischen oder physikalischen des Zellplasmas in jedem einzelnen Abschnitte desselben von Bedeutung sein.

Als erstes Erfordernis für ein Objekt der ersten Kategorie — eine in ihren mechanischen Eigenschaften homogene Zelle — ist selbstverständlich das Fehlen jeder mechanisch tätigen Differenzierung anzusehen. Die Zelle muß nackt sein und darf keine durch innere Architekturverhältnisse bedingte Eigenform besitzen. Es dürfte zweckmäßig sein, von Zellen zu sprechen, die wohl eine Struktur, jedoch keine Architektur besitzen (Solger, Arnold). Die Betrachtung der mechanischen Eigenschaften der ersteren wird aus naheliegenden Gründen von denjenigen der letzteren getrennt erfolgen müssen.

Welche Zellen sind nun als völlig nackt zu betrachten? Hält man sich an die strenge Definition des Begriffes, d. i. verlangt man von der nackten Zelle, daß ihre mechanischen Eigenschaften nur eine Funktion (im mathemat. Sinne) derjenigen des Plasmas seien, so wird sich streng genommen keine einzige Zellenart der Definition fügen können, da ja das vielleicht wichtigste Charakteristikum der auch als nackt erscheinenden Zellen ihre osmotischen Eigenschaften sind, welche natürlich die Anwesenheit einer osmotischen Membran, wahrscheinlich der sog. Plasmahaut, voraussetzen.

Der osmotische Druck der Zellen ist ziemlich konstant und hält sich für die tierischen Zellen in der Höhe von annähernd 7—8 Atmosphären;[1]) die nähere chemische

[1]) Die pflanzlichen Zellen besitzen u. U. viel höheren osmotischen Druck. Vgl. S. 9.

Natur der semipermeablen Plasmahaut wird im Kap. III geschildert — auf die sonstigen mechanischen Eigenschaften der Zellenoberfläche braucht jedoch die Plasmahaut keinen merkbaren Einfluß auszuüben, da die osmotische Membran eher ein chemischer als mechanischer Begriff ist. Der osmotische Druck selbst — der Turgor der Zellen — ist jedoch ein sehr wichtiger mechanischer Faktor, welcher mit dem Absterben der Zelle und damit einhergehender Zerstörung der Plasmahaut ebenfalls schwinden muß.

Im übrigen dürften aber, wie aus dem folgenden sich ergeben wird, die Eizellen und junge Furchungszellen als nackte Protoplasmaklumpen angesehen werden.

Die Erfahrungen über Ei- und Furchungszellen sind so zahlreich und leicht zu kontrollieren, daß man die hier anzuführenden Eigenschaften derselben als gesichertes Gut annehmen kann: die betreffenden Zellen verhalten sich in mancher Hinsicht wie physikalisch homogene, ziemlich zähe Tropfen — ihre Zähigkeit scheint allerdings sehr verschiedene Grade zu erreichen, tut aber nie der Tatsache Abbruch, daß eine besondere oberflächliche mechanische Differenzierung stets fehlt und somit das Zellplasma tatsächlich nackt erscheint. Als erster Beweis ist die schon lange bekannte Tatsache

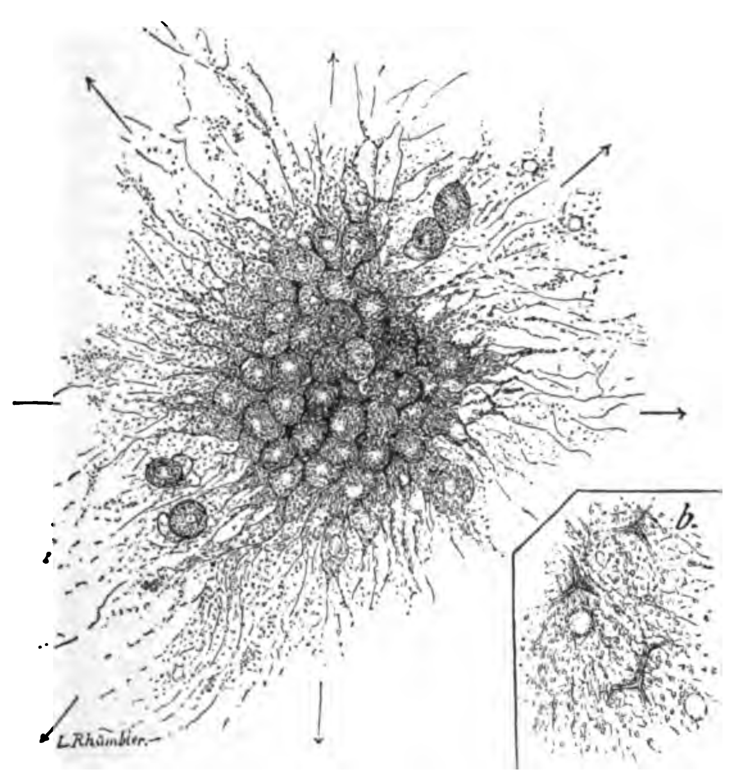


Fig. 1. Ein mit der Oberfläche des Wasserspiegels in Berührung gebrachtes Blastomerenaggregat von RANA wird auseinandergezogen und die Blastomerensubstanz als feinstes Häutchen ausgebreitet; in *b* einzelne Zellkanten und Kerne sichtbar (nach RHUMBLER '02).

anzuführen, daß sowohl Eier wie Furchungszellen im ausgedehnten Maße dem Gesetze der minimalen Flächen unterworfen sind, d. h. sich selbst überlassen — sich stets und völlig abrunden, bei gegenseitiger Anlagerung den Gesetzen eines Schaumgemenges folgen, d. h.

in der Summe ihrer Kantenflächen ebenfalls das mögliche Minimum aufweisen (Berthold, Chabry, Driesch, Wilson, Roux u. A.). Die sog. Furchungsmosaik und besonders die genaueren Untersuchungen von Roux, welcher die Furchungsverhältnisse der Froscheier mit entsprechenden Verhältnissen an gegen einander gepreßten Oelkugeln verglich, zeigen diese Gesetzmäßigkeit in der schönsten Weise.

Ein sehr eleganter Beweis für die Membranlosigkeit der Blastomeren wurde neuerdings von Rhumbler erbracht.

Rhumbler geht von der Tatsache aus, daß H_2O eine viel größere Oberflächenspannung gegen Luft als andere Flüssigkeiten (namentlich Kolloide, nicht Salzlösungen) besitzt. Die anderen auf eine reine Wasseroberfläche gebrachten Flüssigkeiten müssen sich demnach auf derselben zu einem dünnsten Häutchen ausbreiten lassen, soweit sie nicht vermöge ihres größeren spezifischen Gewichts sofort untertauchen. Das theoretisch postulierte wird auch im vollen Maße für Haufen von lebenden Blastomeren (Frosch und Triton) bestätigt, (Fig. 1) wogegen analoge Versuche mit verschiedenen Protozoen (Amöben und Metazoen) ein positives Ergebnis nur für die sehr dünnflüssige Amoeba limicola ergaben, welche, in Berührung mit dem Wasserspiegel gebracht, „ihren Inhalt wie aus einer Pistole" spritzte.

Bei genauer Berücksichtigung aller an den Eizellen und Blastomeren sich abspielender Erscheinungen und auch aus einem Detail der Rhumbler'schen Versuche (vgl. Fig. 1 b) ergibt sich allerdings, daß, wenn von einer echten differenzierten Membranbildung bei Blastomeren nicht gut die Rede sein kann, trotzdem, wahrscheinlich durch Kontakt mit dem Außenmedium, der Oberfläche der Blastomeren, abgesehen von der bereits hervorgetretenen osmotischen Membran, besondere chemische oder physikalische Eigenschaften zukommen, welche für einige folgende Tatsachen verantwortlich gemacht werden müssen.

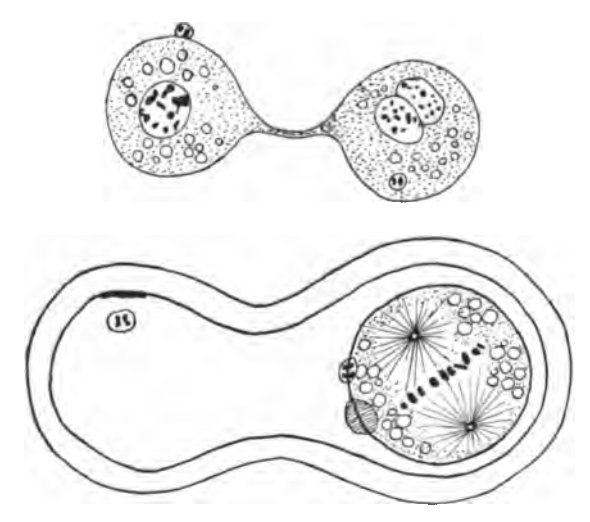


Fig. 2. Verschmelzungsvorgang zweier Ascariseier unter Kältewirkung (nach zur Strassen 1897).

Die mit ihren Flächen anliegenden Blastomeren fließen nicht zusammen, was, selbstverständlich unter Voraussetzung der völligen „Reinheit" ihrer Oberflächen und dem Fehlen eines zwischenliegenden Mediums der Fall sein müßte; besonders auffallend ist die Erscheinung in den Fällen, wo primäre Verbindungsbrücken zwischen den Blastomeren erhalten bleiben (Hammar, Klaatsch), welche ja naturgemäß

beim Fehlen jedes Hindernisses seitens der benachbarten Oberflächen zum endgültigen Zusammenfluß der soeben getrennten Zellen führen müßte. Daß die eigentümlichen Eigenschaften der Oberflächen der Eier resp. Blastomeren recht vergänglicher und jedenfalls nicht tief eingreifender Natur sein können, ergibt sich aber aus der Tatsache, daß geringe Abweichungen von normalen Bedingungen (z. B. Kälte usw.) zum Verschmelzen einzelner Eier und zur Entstehung von Rieseneiern führen können (z. B. Ascarisrieseneier — zur Strassen u. A.) Fig. 2.

Ein weiterer direkter Beweis der differenten Beschaffenheit der Oberfläche des Eies resp. der Blastomeren wird auch durch die Vorgänge der Teilung derselben geliefert. Wie die Schilderung der Zellteilungsvorgänge noch des näheren ergeben wird, geschieht die Trennung der Tochterindividuen in sehr zahlreichen Fällen durch eine sog. Zellplattenbildung; ohne daß es zur Entstehung einer speziellen Scheidewand käme, wird der Vorgang der Zelltrennung durch tiefgehende strukturelle Veränderungen in der späteren Trennungsebene eingeleitet, welche in einem Vorgange gipfeln, der nicht anders, als ein Kohäsionsschwund aufgefaßt werden muß. Die neu entstandenen Oberflächen müssen somit in einem gewissen physikalischen oder chemischen Gegensatze zum übrigen Zelleibe stehen.

Wenn man sich Rechenschaft von dem Aufbau und der morphologischen Beschaffenheit der Oberfläche der „nackten“ Zellen — der Eier oder Blastomeren — abgeben will, so erweisen sich die diesbezüglichen Angaben in der Literatur als ziemlich spärlich. In sehr zahlreichen Fällen läßt sich eine schöne Wabenreihe an der Oberfläche nachweisen (Alvealerschicht, Fig. 3).[1] An den großen Blastomeren, welche frei vom Dotter sind (z. B. die ersten Blastomeren der meroblastischen Keime — besonders jüngere — Teleostier[2])) oder künstlich (z. B. durch Centrifugieren während der Furchung) bei Amphibien frei gemacht werden können, tritt die Andeutung der Trennung, d. h. des zukünftigen Spaltes zwischen den zwei Blasto-

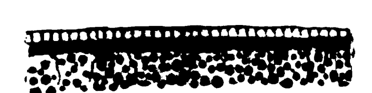


Fig. 3. Oberflächliche Schicht eines Rynchelmiseies (nach Vejdovský und Mrázek '03). Deutliche Alveolarschicht und subalveoläre dotterfreie Plamazone.

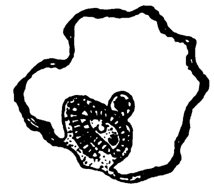


Fig. 4. Schnitt durch Amoeba verrucosa behandelt mit KaOH, nur das verdickte Ektoplasma an der Oberfläche und um den Nahrungsballen und der Kern blieben ungelöst. Nach Rhumbler ('98).

merenflächen als eine Aufhellung des dichten Filzwerkes (als welches sich das Eiplasma im fixierten Zustande darstellt, und aller Wahrscheinlichkeit nach als ein dichtes Wabenwerk zu deuten ist). Die Aufhellung wird durch eine starke Dehnung und Größenzunahme der Zwischenräume des Filzwerkes hervorgerufen. An den Stellen, wo die Trennung vollzogen wurde, wo somit ein feiner Spalt sichtbar

[1]) Vgl. auch Herfort, Petromyzonei '00.
[2]) Vgl. His, '99.

ist, wird das Filzwerk des Plasmas durch eine feine linienförmige Kontur abgegrenzt, welche keine Dickenunterschiede oder sonstige Differenzen im Vergleich zu den Elementen des Filzwerkes zeigt und somit mit voller Berechtigung als ein solches, d. h. als eine aus den einzelnen Wabenwänden zusammengesetzte kontinuierliche oberflächliche Lamelle angesehen werden darf (vgl. Abschnitt III).

Die Verdichtung der oberflächlichen Schicht der Blastomeren kann aber zuweilen auch einen größeren Grad erreichen, wie sich auch aus der Fig. 1^b nach Rhumbler ergibt.

Die Protozoen, sogar die meisten Amöben fallen nicht mehr in die Rubrik der völlig nackten Zellen, da die Ektoplasmadifferenzierung derselben einen ziemlich bedeutenden Grad erreicht und bei vielen mechanischen Eigenschaften des Organismus als maßgebend betrachtet werden kann. Wir verdanken u. a. Rhumbler einen direkten Nachweis der chemischen Sonderung und Verdichtung des Ektoplasmas der zähen Amöben, z. B. der Verrucosa (vgl. Fig. 4), es ist aber gleichzeitig zu betonen, daß an eine wirkliche differenzierte „Membran" in beiden Fällen nicht zu denken ist, da ja schon aus dem Wesen der amöboiden Bewegung ein ständiges Zu- und Abnehmen der Zellperipherie und bei gleichbleibender Dicke des Ektoplasmas, auch der Menge derselben notwendig wird. Nach übereinstimmender Ansicht von Bütschli, Berthold, Schulze, Pénard, Jensen, Rhumbler u. A. scheint die Differenzierung des Ektoplasmas auf einer Verdichtung der Grundsubstanz des Körperplasmas zu beruhen, welche u. a. das Auspressen der vakuolären und mikrosomalen Einschlüsse in das Körperinnere — in das Endoplasma — zur Folge hat und das hyaline Aussehen des Ektoplasmas verursacht. Die feineren Pseudopodien bestehen zuweilen ausschließlich aus Ektoplasma, das ausgepreßte Endoplasma häuft sich in diesen Fällen an der Basis der Pseudopodien (Amoeba radiata nach Rhumbler, Fig. 5). Das etwas festere Ektoplasma vermag jedoch nicht den zähflüssigen Körper der Amöbe dem Einfluß der Oberflächenspannungsverhältnisse zu entziehen, es können daher im allgemeinen die nackten Blastomeren und die „Sarcodina" (Rhizopoden) in den Verhältnissen ihrer Statik und Mechanik unter eine gemeinsame Kategorie kommen und zusammen betrachtet werden.[1])

Es besteht im allgemeinen die Tendenz, die genannten zwei Zellenarten als Hauptobjekte für die Beantwortung der Frage über den Aggregatzustand des Plasmas im allgemeinen zu wählen. Diese Fragestellung ist entschieden als eine ganz verfehlte zu verwerfen. — Bietet sich uns das Plasma in diesen zwei, am wenigsten differenzierten Zellarten als ein durchgehend mechanisch-homogenes Medium, welches sich demnach auch physikalisch charakterisieren läßt, so wird eine ähnliche Betrachtung bei den meisten übrigen Zellarten schon aus dem Grunde illusorisch, weil die Begriffe Zelleib und Zellplasma hier gar nicht zusammenfallen, da man fast stets in geringerem oder größerem Maßstabe die allerverschiedensten Plasmadifferenzierungen oder Plasmaprodukte vorfindet, deren gemeinsame physikalische Betrachtung fast widersinnig zu nennen wäre.

---

[1]) Ueber eine ektoplasmatische Differenzierung bei den Leukocyten fehlt jede genauere Angabe — abgesehen von der relativ hyalinen Beschaffenheit der Außenzone und der Pseudopodien.

Es muß aber zunächst auch für die nackten Zellen der Beweis erbracht werden, daß sie durchgehend, in allen ihren Teilen ein mechanisches homogenes System darstellen, und daß somit für dieselben das Postulat — die Plasmamechanik entspricht der Zellmechanik — eine Geltung beanspruchen kann. Schon die oberflächliche Betrachtung einer Amöbe und die Konfigurationen der Blastomeren lassen von selbst den Gedanken aufkommen, daß es sich um flüssige Körper handelt, daß das Ganze nur einen Tropfen zäher Flüssigkeit darstellt. Das unmittelbar, man möchte sagen, in naiver Weise Sichtbare, kann jedoch bei näherer kritischer Analyse Gegenstand der lebhaftesten Kontroverse werden, wie ja in der Tat die Frage nach dem Aggregatzustande des Plasmas, welche ja, wie bereits hervorgehoben, mit der spezielleren, uns an dieser Stelle interessierenden, eng verknüpft wurde, zu den viel umstrittenen der Biologie gehört und zum Teil recht merkwürdige Früchte zeitigte. Es ist daher als der einzig richtige Weg zu betrachten, wenn man, wie es von BERTHOLD und BÜTSCHLI ausging, und von mehreren anderen Forschern — JENSEN, ALBRECHT und namentlich RHUMBLER — weitergeführt wurde, nach objektiven, einzelnen Kriterien der verschiedenen Aggregatzustände der betreffenden Zellen sucht.

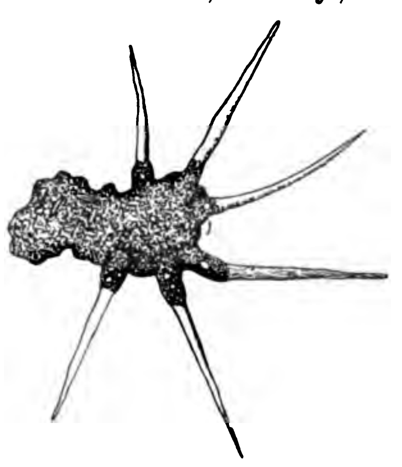


Fig. 5. Amoeba radiosa (nach RHUMBLER '98). Entstehung hyaliner, rein ektoplasmatischer Pseudopodien: infolge des Kondensationsdruckes ist das körnige Plasma zurückgedrängt und bildet Anschwellungen an der Basis der Pseudopodien.

Speziell für Sarcodinen kommen folgende Punkte in Betracht: die ins Unendliche wechselnden Strömungen im Protoplasma die Abkugelung gereizter oder von der Zelle abgetrennter Plasmastücke (VERWORN u. A.), die Abkugelung der flüssigen Einschlüsse (natürlicher und künstlicher Vakuolen, s. u. Kap. III) und schließlich und zugleich als der wichtigste, die amöboiden Bewegungserscheinungen, welche im Kap. II ausführlich geschildert werden. Es wird dort gezeigt werden, daß die Versuche, das Zustandekommen derselben auf ein kompliziertes Spielen von kontraktilen Fasersystemen zurückzuführen, auf unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen müssen — und als einzige Möglichkeit der Erklärung, der den Flüssigkeiten eigene Wechsel der Oberflächenspannungen übrig bleibt. Dieser Ableitung gemäß ist es auch zuerst BÜTSCHLI und BERTHOLD, dann RHUMBLER u. A. gelungen, durch Nachahmungen, d. h. verschiedene Flüssigkeitsgemische und Emulsionen, die amöboiden Bewegungen in ganz täuschender Weise zu reproduzieren (Näheres s. Kap. II über Kontraktilität).

In neuester Zeit hat nun RHUMBLER mit Erfolg unternommen, die Kongruenzen und Nichtkongruenzen des Protoplasmas, namentlich der Blastomeren und der Amöben, mit echten Flüssigkeiten zu eruieren. Als Kriterien echter Flüssigkeiten werden, von RHUMBLER folgende angenommen: 1. Fehlen der „inneren" Elastizität. 2. Fehlen der merkbaren Kompressibilität. 3. Uebereinstimmung mit Kapillaritätsgesetzen:

a) Gesetz der Oberflächenspannung, b) Gesetz der Konstanz der Randwinkel, c) Steige in den Kapillarröhren.

Die zahlreichen Uebereinstimmungen mit den zwei ersten Kapillaritätsgesetzen wurden bereits oben besprochen. Das Fehlen der „inneren Elastizität" äußert sich in der unbegrenzten Verschiebbarkeit der einzelnen Plasmateilchen innerhalb einer Zelle; als prägnante Beispiele derselben können Strömungen in den Protisten bei völlig stabiler äußerer Körperform und die Verteilung der Dotterplättchen innerhalb des Eies und der Blastomeren gelten. In den dotterreichen holoblastischen Eiern, namentlich den Amphibieneiern, verteilen sich die spezifisch schweren Dotterplättchen entsprechend der Schwerkraft und kehren in diese Lage bei künstlicher Zwangslage der Eier zurück, wobei es natürlich zu Strömungen innerhalb des Eies kommt, welche nur beim Fehlen der inneren Elastizität, obwohl einer ziemlich bedeutenden Reibung der viscösen Flüssigkeit möglich sind. Durch Centrifugieren der Froscheier konnte O. Hertwig die Sonderung der Dotterplättchen vom Zellplasma viel schärfer machen, ohne das Plasma in seiner Lebenstätigkeit, d. h. ohne irgend eine Struktur zu zerstören, was ja auch nur bei flüssiger Beschaffenheit möglich ist. Bei näherer Untersuchung centrifugierter Tritoneneier konnte ich mich überzeugen, daß ein Teil der pigmentierten Hemisphäre sogar völlig dotterfrei wird (vgl. Abschnitt III).

Es wären nun der Beweise genug, um die Kongruenzen zwischen den Zellleibern der Blastomeren und der Rhizopoden und den echten Flüssigkeiten zu illustrieren. Es kommen aber bei näherer Betrachtung wichtige Inkongruenzen hinzu, welche unsere Vorstellungen über die Konsistenz der betreffenden Zellen in ganz eigentümlicher Weise zu modifizieren vermögen. — Rhumbler zählt deren folgende auf: „Die oberflächlichen Schichten einer einheitlichen Flüssigkeit[1]) lassen sich innerhalb der Oberflächenschicht ebenso gut, wie im innern ad libitum verschieben, während das in keinem Fall mit den Oberflächenteilchen der Zelle ist. Ein direkter Beweis dieses Satzes wird nach Rhumbler in der Tatsache erblickt, daß vorbeiströmende Flüssigkeitsströme einen homogenen, wenn auch zähen Tropfen in konforme Wirbel versetzen, nackte Zellen, wie Blastomeren, Amöben, solange sie am Leben sind, ganz unberührt lassen, jedoch sofort nach dem Absterben in lebhafte Wirbelbewegungen versetzen.

Als zweite wichtige mechanische Eigentümlichkeit der nackten Zellen muß nach Rhumbler die „innere" Spannung im Zelleibe angeführt werden, welche u. a. durch das gegenseitige Verhalten der einzelnen Blastomeren in ihrem Verband deutlich illustriert wird: da diese innere Spannung der Zelle sofort nach ihrem Absterben verloren geht, werden die toten Blastomeren aus dem Verbande der Lebenden ausgestoßen.

Die Erscheinungen der Zellspannung sind schon seit längerer Zeit namentlich den Botanikern vertraut — bildet ja der sog. Turgor der pflanzlichen Zellen eine der wichtigsten mechanischen Eigenschaften der weichen pflanzlichen Teile.

Durch die klassischen Untersuchungen von de Vries und besonders von Pfeffer wurden die Erscheinungen des Turgors auf die osmotischen Eigenschaften der Zelle zurückgeführt. Das genauere Studium der osmotischen Erscheinungen an den pflanzlichen Zellen hat sogar den direkten Anstoß zum Weiterausbau dieses wichtigen Gebiets der Physikochemie gegeben, indem die zahlreichen von Pfeffer ermittelten Tatsachen in den Händen van 't Hoff's zu einer großen Disziplin anwuchsen.

Die osmotischen Erscheinungen werden, wie bekannt, in den Fällen erzeugt, wo ein in Lösung befindlicher, eine bestimmte Lösungstension erzeugender Stoff durch eine semipermeable (nur für Wasser durchgängige Membran) von reinem Wasser oder einer verdünnteren Lösung geschieden ist; nach den Untersuchungen van 't Hoff's gelten für die osmotischen Erscheinungen die Gesetze für Gaze, indem der osmotische Druck der Konzentration der Lösung, d. h. der Anzahl der Moleküle (resp. der dissociierten Moleküle — der Ionen) proportional ist, und unter gleichen Bedingungen, wie der Gazdruck wachsen muß.

Der tatsächliche Nachweis des osmotischen Druckes in den pflanzlichen Zellen wurde von de Vries durch die plasmolytischen Erscheinungen erbracht.

Befindet sich eine pflanzliche Zelle in einer hypertonischen Flüssigkeit, so muß der Zellsaft einen Teil des Wassers an das umgebende Medium abgeben, was an der Schrumpfung des Plasmaschlauches ersichtlich wird; setzt man nun die plasmolysierte Zelle in eine hypotonische Lösung zurück, so wird, infolge des erneuerten Zuflusses des Wassers gegen den Zellsaft, der Plasmaschlauch wieder gebläht und an die Zellulosewand angedrückt. Eine stark hypotonische Lösung, z. B. destilliertes

[1]) Auch einer sehr zähen, z. B. Ricinusöl (nach Rhumbler ca. 200 mal zäher als Wasser und wohl zähflüssiger als viele Plasmaarten).

Wasser, kann durch Steigerung des osmotischen Druckes den Plasmaschlauch, ev. die Zellulosemembran zum Bersten bringen.[1]) Sucht man eine Konzentration eines plasmolysierenden Stoffes aus, welche keine Volumveränderungen des Plasmaschlauches erzeugt, so läßt sich natürlich dieselbe als isotonisch (isosmotisch) mit dem Druck der Zelle erkennen. Der osmotische Druck läßt sich demnach zahlenmäßig — entweder in Konzentrationsgraden der isotonischen Lösung oder in Atmosphären — ausdrücken. Messungen von verschiedenen pflanzlichen Zellen ergaben einen mittleren osmotischen Druck von 5—10 Atmosphären, einzelne Zellarten, welche auf konzentrierte Nährböden angewiesen sind, besitzen allerdings einen viel höheren Druck — bis über 100 Atmosphären.

Da der osmotische Druck nur als Folge der Lösungstension auftritt, werden unlösliche, schwach lösliche, hochmolekuläre und nicht dissociierbare Stoffe nur in sehr geringem Maße osmotisch wirken können — es gehören in diese Klasse die wichtigsten Zellbestandteile — Eiweiß und andere Kolloide und Fette, zum Teil, wenn auch in viel geringerem Maße, Kohlehydrate. — Der osmotische Druck der Zelle wird somit im wesentlichen durch den Salzgehalt des Zellplasmas bestimmt.

Die Beschaffenheit der semipermeablen Membran kommt, wie die Untersuchungen von Pfeffer ergaben, nicht dem gesamten Protoplasma als solchem, sondern nur der oberflächlichen Schicht desselben, der sog. Plasmahaut zu. — Ebensowohl wie die Plasmahaut den Plasmaleib als osmotisches System nach außen hin abgrenzt, werden auch vakuoläre Zelleinschlüsse durch eine Vakuolenhaut zu osmotischen Systemen gemacht (Pfeffer). Letzteres läßt sich mit besonderer Klarheit durch natürliche oder künstliche Färbung des Vakuoleninhaltes nachweisen; solange die Zelle am Leben ist, diffundieren die Farbstoffe der Vakuolen nicht in den Plasmaleib, beim Absterben des Plasmas (wobei auch die Plasma- resp. Vakuolenhaut ihre Eigenschaften einbüßt) diffundieren die Farbstoffe aus den Vakuolen in das Plasma und von da in das umgebende Medium.[2]) (Ueber die Beschaffenheit der osmotischen Zell- resp. Vakuolenmembran vgl. Kap. III.)

Dem Vorhandensein der inneren Spannung verdanken die nackten Zellen ihr Verhalten im Zellverbande, nicht als Flüssigkeitstropfen, sondern als knetbar plastische Massen: als allgemein bekannte Beispiele solcher dürften die Froschblastomeren[3]) im Invaginationsvorgange u. m. a. ähnliche Tatsachen (u. a. eine interessante Beobachtung Rhumbler's an einem Actinosphaerium) angeführt werden.[4])

Der direkte objektive Schluß aus den mitgeteilten Tatsachen muß dahin gehen, daß auch die als nackt zu betrachtenden Zellen — die Blastomeren und Amöben — sich nicht in allen Stücken einer einheitlichen physikalischen Charakteristik fügen, und daß die Bezeichnung derselben nach einem beliebigen Aggregatzustande — flüssig, zähe — unzureichend ist. Da die betreffenden Zellen somit nicht als physikalisch einfach betrachtet werden können, muß ihnen eine Struktur zukommen, welche für ihre statischen und mechanischen Eigenschaften eben verantwortlich gemacht werden muß.

Wir sind noch leider weit davon entfernt, auf rein induktivem Wege, ähnlich wie es in den anorganischen Wissenschaften möglich ist, eine bestimmte Struktur als direkt notwendig, d. h. als einzig allen vorliegenden Tatsachen gerecht werdende zu postulieren. Dazu sind die vorliegenden Tatsachen und objektiven Kenntnisse viel zu spärlich und die in Betracht kommenden Erscheinungen zu kompli-

[1]) Zwei isotonische Lösungen enthalten im gleichen Volumen eine gleiche Molekül- resp. Ionenzahl. Die Begriffe hypertonisch oder hypotonisch ergeben sich aus dem resp. Ionengehalt zweier Flüssigkeiten.

[2]) Auch die Kernoberfläche ist höchstwahrscheinlich eine osmotische Membran (vgl. Albrecht '03).

[3]) Auch die bekannte eigentümliche Form der Ascarisblastomeren.

[4]) Ein Individuum, welches durch eine übermäßig große verschluckte Diatomee stark ellipsoid gedehnt wurde und diese Form auch nach der Ausstoßung der Beute lange Zeit beibehielt. Es ist übrigens eine häufig zu beobachtende Tatsache, daß Eier und Blastomeren nach längerer Einwirkung eines defomierenden Faktors die erworbene Form beibehalten.

ziert — eine wirklich rationelle Struktur der undifferenzierten Zellen liegt wohl noch in ferner Zukunft.

Die Lücken in der induktiven Beweisführung müssen somit vielfach durch empirisches Beobachtungsmaterial ausgefüllt werden, bis sich schließlich beide Methoden die Hand zu einem einheitlichen Ganzen gereicht haben.

In den herrschenden Ansichten über Struktur der undifferenzierten Zellen resp. ihres Plasmas machen sich zwei scharf geschiedene Tendenzen am meisten geltend: indem die einen Forscher die, ihrem Wesen nach rätselhaften mikroskopischen Bilder vor allem im Dienste der auf anderem Wege bekannt gewordenen physikalischen Eigenschaften der Zelle zu verwerten suchen und in den letzteren stets eine Kontrole für die Richtigkeit ihrer Deutungen haben, gehen die anderen von einer rein morphologischen Basis aus und versuchen,

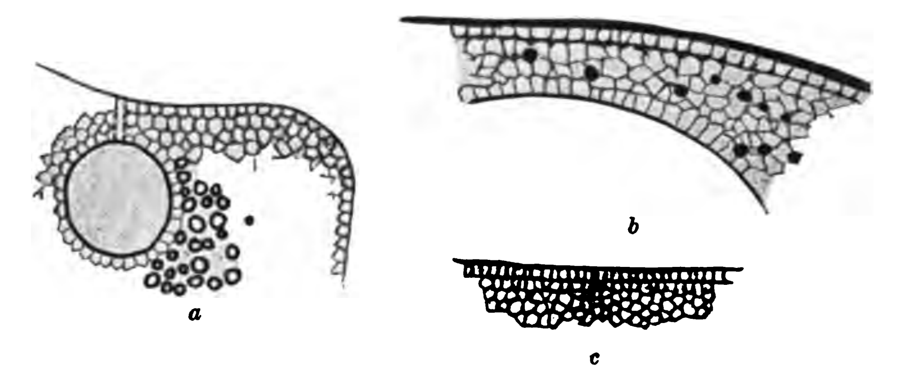


Fig. 6. Wabenstrukturen des Plasmas nach BÜTSCHLI.
a Teil von kleiner lebender Acinete mit pulsierender Vakuole.
b Ein Teil einer lebenden Verticella in der Gegend der kontraktilen Vakuole, deutliche Alveolenschicht.
c Optischer Durchschnitt der Randpartie eines aus Olivenöl und NaCl hergestellten Oelschaumtropfens. Vergl. 1250.
(Nach BÜTSCHLI '92.)

ein Schema der primitiv gebauten undifferenzierten Zellen ohne Rücksicht auf ihre physikalischen Eigenschaften aufzubauen; inwieweit der letztere Standpunkt gerechtfertigt erscheint, werden wir im folgenden zu prüfen haben. Der von den betreffenden Autoren präsumierten Architektur der Zelle liegen jedoch Strukturelemente des Plasmas zugrunde, welche notwendigerweise ihre Feuerprobe an ihrer Verträglichkeit mit den physikalischen Eigenschaften der Zelle leisten müssen. Unter diesen verschiedenen Auffassungen des Plasmabaues sind die von BÜTSCHLI theoretisch und experimentell entwickelten Lehren am aussichtsreichsten, da sie wohl am meisten, wenn nicht einzig und allein den physikalischen Postulaten Rechnung tragen; es wird jedoch bei ihrer Würdigung stets im Auge zu behalten sein, daß ihre zwingende Beweiskraft in den Fällen erlischt, wo sie nicht physikalisch oder chemisch notwendig erscheinen; wie weit somit ihr Geltungsbereich ist, kann am wenigsten durch willkürliche oder aprioristische Verallgemeinerung festgestellt werden.

Das Protoplasma ist nach BÜTSCHLI als ein Schaumgemenge zweier, nicht mischbarer eiweißhaltiger Flüssigkeiten zu denken

die Wabenwände bestehen aus etwas zäherem Hyaloplasma, der Inhalt der Wabenräume aus flüssigem Enchylemma. Aus der wabigen Grundlage des Protoplasmas lassen sich nach Bütschli die übrigen Struktureigentümlichkeiten der Zellen in einfacher Weise ableiten, indem z. B. faserige Bilder durch Längsdehnung von Wabenreihen erzeugt werden (vgl. unten Kap. Plasmabewegung), Vakuolen durch Zusammenfließen mehrerer Waben entstehen usw.

Bütschli's Beobachtungen am lebenden und fixierten nicht differenzierten Protoplasma wurden in sehr weitgehendem Maße für pflanzliche Objekte von Crato bestätigt (Fig. 16 B). Wenn auch seine Auffassung der Bedeutung der Wabenwände (Plastinlamellen) in Bezug auf das Enchylemm von derjenigen Bütschli's in manchen Punkten abweicht, so glaubt Crato den Nachweis erbringen zu können, daß auch bei der groben Vakuolisierung der pflanzlichen Zellen die feinsten sichtbaren Plasmazüge nie als zylindrische Gebilde, sondern stets als optischer Ausdruck echter Lamellen erscheinen.

Die zahlreichen granulären Einschlüsse der verschiedenen Protoplasmaarten, welche von verschiedenen Autoren als Granula, Mikrosomen, Plasomen usw. geschildert werden, stehen in ganz bestimmten Beziehungen zu den als Plasmagerüste aufzufassenden Strukturen. Es haben schon die älteren Untersucher, namentlich Fromann, Heitzmann, Klein u. A. darauf hingewiesen, daß die granulären Gebilde stets in die Fasern des Plasmareticulum eingeschlossen, vorwiegend in den Knotenpunkten desselben lokalisiert sind. Wenn man sich auf den Standpunkt Bütschli's und Crato's stellt, so findet man die Mikrosomen in den Plasmalamellen eingeschlossen, wobei nach hydrostatischen Gesetzen ihre vorwiegende Lokalisation in den Knotenpunkten ganz einleuchtend erscheint.

Die spezielle Beschaffenheit dieser granulären Einschlüsse, über welche die allergrößten Meinungsverschiedenheiten herrschen, hat keine Rückwirkung auf die physikalischen Eigenschaften der dieselben einschließenden Protoplasmen; dasselbe gilt auch für die noch strittige Frage nach ihrem Aggregatzustande, welcher nach Crato, im Gegensatz zur Mehrzahl der Autoren, als flüssig, seine Physoden als kleine Flüssigkeitstropfen betrachtet werden.[1])

Daß der Mechanismus der amöboiden Bewegung mit der Schaumstruktur ohne weiteres verträglich ist, ergibt sich schon aus der Tatsache, daß die künstlichen Schaumgemengen von Bütschli auf Wasser gebracht, exquisite tagelange naturgetreue amöboide Bewegungen aufweisen; es muß jedoch hervorgehoben werden, daß die amöboide Bewegung auch mit anderen Strukturen, z. B. mit einer einfachen Emulsion usw. (Berthold u. A. vgl. Kap. III) verträglich ist.

Fig. 7. Ausbreitungscentren bei kriechender Bewegung eines Oelseifenschaumtropfens. Größter Durchmesser 6 mm. (Nach Bütschli '92.)

Rhumbler suchte neuerdings in ausführlicher Weise darzutun, daß die von ihm geschilderten Eigentümlichkeiten des nackten Protoplasmas und ihre Inkongruenzen mit echten Flüssigkeiten nur unter Annahme einer wabigen Struktur desselben verträglich sind.

So ist z. B. das Ausbleiben der kon-

[1]) Vgl. das Nähere im Kap. IV u. V.

formen Wirbelbewegung (s. S. 8) auf die notwendigerweise eintretende Spannung der äußeren Wände der Alveolarschicht des Schaumes zurückführbar, welche wohl Wirbelbewegungen innerhalb der Wände, nicht aber Verschiebung oder Bewegung der Waben selbst zuläßt.[1])

Die „innere" Spannung der lebenden Zellen wird von RHUMBLER auf dieselbe wabige Struktur zurückgeführt, was allerdings durchaus nicht zwingend ist, RHUMBLER vernachläßigt nämlich die osmotischen Erscheinungen der lebenden Zelle, welche ja bekannterweise den Turgor der lebenden Zellen erzeugen können und mit dem Absterben der Zelle und Schwund oder Auflösung der osmotischen „Plasmahaut" ebenfalls schwinden.[2])

Von großer Beweiskraft sind dagegen die Argumentationen RHUMBLER's in Bezug auf plastische Eigenschaften der nackten Zellen, welche sich in der Tat in sehr ungezwungener Weise aus der wabigen Natur derselben, sonst aber kaum ableiten ließen.

Der Schöpfer der Wabentheorie des Plasmas selbst achtet viel weniger auf die Beweiskraft jener Hypothese für die eben angeführten Eigenschaften, als auf andere Punkte von viel allgemeinerer Bedeutung. Indem BÜTSCHLI und seine Nachfolger die flüssige Beschaffenheit des Protoplasmas für eine bewiesene Tatsache halten, suchen sie den Nachweis zu erbringen, daß die einzige, mit der flüssigen Natur des Mediums überhaupt verträgliche Struktur desselben nur in der wabigen Beschaffenheit liegen kann — da aber andererseits sowohl theoretische Erwägungen, als das Mikroskop verschiedene, bis dahin falsch gedeutete Strukturdetails verlangen, müssen dieselben als wirkliche Waben und deren direkte Derivate angesehen werden. Wenn auch diese Argumentierung und somit auch die Deutung der mikroskopischen Strukturen, welche im folgenden geschildert werden sollen, das Richtige trifft, so liegen entschieden auch große Ueberschätzungen des Prinzipes und falsche Schlußfolgerungen vor.

Die Wabenstruktur des flüssigen Plasmas oder, was auf dasselbe hinauskommt, des Zelleibes der undifferenzierten Zellen, kann nur für diejenigen mechanischen und physikalischen Eigenschaften der Zellen verantwortlich gemacht werden, welche aus der Wabenstruktur abgeleitet, oder von derselben abhängig sind, z. B. die Plastizität der Zelle, amöboide Bewegung, auch andere wichtige Eigenschaften wie z. B. die sehr weitgehende chemische Verschiedenheit und Nebeneinandergehen zahlreicher chemischer Prozesse innerhalb derselben Zelle (F. HOFMEISTER). Es kann und darf aber durchaus nicht gefolgert werden, daß die wabige Beschaffenheit eine Struktur κατ' ἐξοχήν der lebenden Materie sein muß, daß überall, wo Lebensfunktion nachweisbar, dieselbe untrennbar an die wabige Beschaffenheit des Substrates gebunden sein muß. — Eine unheilvolle Quelle der einseitigen und zum Teil den Tatsachen direkt widersprechenden Deutungen der mikroskopischen Bilder seitens BÜTSCHLI und seiner zahlreichen Schüler und Anhänger wäre durch die klare Erkenntnis dieser Schranken des

---

[1]) Die Alveolarschicht ist nach BÜTSCHLI's Nomenklatur die oberflächliche Reihe der Waben in einem Schaumgemenge, welche aus leicht ersichtlichen Gründen ihre anliegenden Kanten senkrecht zur freien Oberfläche richten, welch letztere eben durch die Gesamtheit der freien Wabenflächen gebildet wird.

[2]) Die alveoläre Struktur ist aber ihrerseits sehr günstig zur Begründung unserer Vorstellungen über die osmotischen Eigenschaften des Plasmas, da ja jede Wabenwand naturgemäß als eine solche funktionieren kann.

Wabenprinzips eliminiert und zugleich der fruchtbare Kern der Hypothese befestigt.

Eine allgemeine Basis für seine Ansichten suchte BÜTSCHLI durch ausgedehnte Untersuchungen über den Bau organischer und unorganischer quellbarer Körper zu erlangen.

Die Quellbarkeit verschiedener Stoffe darf nicht, wie zuerst NÄGELI hervorgehoben mit Imbibitionsfähigkeit poröser Stoffe zusammengeworfen werden, ein Fehler, welcher den älteren Forschern unterlief; die Imbibition geschieht ohne Volumzunahme, durch Ausfüllen kapillärer und luftgefüllter Räume, die Quellung ist dagegen stets mit Volumzunahme vorhanden; letztere widerspricht, wie BÜTSCHLI treffend ausführt, der Annahme einer porösen Beschaffenheit der quellbaren Körper.

Eine, viel Anklang genießende Theorie der Quellung wurde von NÄGELI aufgestellt. Moleküle oder Molekulgruppen (Micelle) sollen durch Anziehung von Wasser an ihren Oberflächen zum Auseinanderweichen gebracht werden, wodurch die Quellung nur als Zwischenstufe zum Lösungsvorgange erscheint.

Indem BÜTSCHLI auf letzteren Umstand aufmerksam macht und gewichtige Gründe gegen die Möglichkeit der Vorstellungen von NÄGELI erhebt, sucht er aus der Beobachtung der Struktur der quellbaren Körper, die ja sämtlich Kolloide sind, eine neue Vorstellung des Quellungsvorganges zu begründen. Die kolloiden Stoffe, zu denen ja auch das Plasma gehört, treten, wie bekannt, in zwei physikalischen Zuständen — als leichtflüssige Lösungen (Sole nach GRAHAM) und als gelatinierte Substanzen (Gele nach GRAHAM) auf. Der Vorgang der Gelatinierung geht ohne Wasserverlust durch innere Umgestaltung innerhalb der Sole vor sich. Die Lösungen der Kolloide sind als mehr oder weniger feine Suspensionen zu betrachten, welche nur graduell von echten Lösungen verschieden sind. Die Gele sind dagegen eigentümlich konstruierte, heterogene Systeme, welche durch einen eigentümlichen Entmischungsvorgang aus den Solen entstehen: die Entmischung besteht in der sog. Phasenbildung, einem Vorgang, welcher in anderer Form zwischen je zwei Flüssigkeiten mit begrenzter Löslichkeit erfolgt und in einem gleichzeitigen Nebeneinanderbestehen zweier Lösungskonzentrationen dieser Flüssigkeiten besteht.[1]) Ein Gel (z. B. Hydrogel — aus wässerigem Gel) besteht nun aus einer Kolloid- (z. B. Gelatinphase) und einer Wasserphase.

Es ist nun BÜTSCHLI's großes Verdienst, für eine große Anzahl der Gele den Nachweis erbracht zu haben, daß sie aus einem kolloiden Netz- oder Wabengerüst bestehen, in dessen Maschen oder Hohlräumen sich Flüssigkeit befindet; ob jedoch die Kolloidphase — das Gerüst — stets die Beschaffenheit von Wabenwänden besitzt, wie es BÜTSCHLI anzunehmen scheint, ist nach den Untersuchungen von HARDY sehr zweifelhaft.

Der Vorgang der Gelbildung, der Entmischung, geht nach BÜTSCHLI stets unter Bildung feinster Tröpfchen in der bis dahin homogenen kolloidalen Lösung vor sich. Indem diese Tröpfchen sich zum Wabeninhalt gestalten, bildet die Kolloidphase die Wabenwände.

HARDY findet dagegen, daß die Tröpfchen vielfach (unter entsprechenden Bedingungen, wie Konzentration, Temperatur, Lösungsmedien des Kolloids etc.) aus der Kolloidphase bestehen, allmählich erstarren und wenn sie sich berühren, zusammenkleben und Netze bilden.

In anderen Fällen dagegen entsteht nach HARDY zuerst die wässerige Phase, beim Abkühlen entstehen nicht die Tröpfchen, sondern die Wabenwände. Es entsteht eine Wabenstruktur im Sinne von BÜTSCHLI.

Die Schlüsse, welche aus den kurz mitgeteilten Eigenschaften der Kolloide für die Protoplasmafragen gezogen werden müssen, ergeben sich aus folgenden Betrachtungen: Die Sole, d. h. die flüssigen Zustände der Kolloide, besitzen keine Struktur; die Gele können sowohl als Schaumstrukturen, als auch als Netzstrukturen auftreten (HARDY entgegen BÜTSCHLI).

Wären somit Protoplasmazustände bekannt, welche in jeder Hinsicht einem Sol, einer Flüssigkeit gleichen, so dürfte ein Zweiphasenzustand, d. h. Struktur, für denselben ausgeschlossen erscheinen. Ob ein vollständig flüssiges[2]) Protoplasma tat-

---

[1]) z. B. bei Mischung von Aether und Wasser ist ein Zustand möglich, bei welchem eine 9 proz. wässerige Aetherlösung (Wasserphase) neben einer Aetherphase mit 9,8 Proz. von H_2O besteht (VAN'T HOFF). Vgl. über diese Verhältnisse R. HÖBER, Physikalische Chemie der Zelle etc.

[2]) d. h. ein Protoplasma, welches keinerlei Inkongruenzen mit den Kriterien der Flüssigkeit besitzt (vgl. RHUMBLER, S. 7). Es käme natürlich nur ein nicht differenziertes Protoplasma in Betracht, da die verschiedenen vakuolären Ein-

sächlich existiert, bleibt vorläufig dahingestellt, die Erfahrungen an nackten Protoblasten ergeben vielmehr nicht unbedeutende Inkongruenzen des undifferenzierten Protoplasmas mit physikalisch homogenen Flüssigkeiten, auch in den Fällen, wo eine Struktur nicht nachweisbar ist (z. B. hyaline Pseudopodien, welche ziemlich allgemein als zähflüssig bezeichnet werden). Es entsteht dadurch eine, durchaus noch nicht gelöste oder auch streng erwogene Möglichkeit, den Aggregatzustand des Protoplasmas mit wirklichen Gelen zu vergleichen. Bütschli scheint allerdings diese Frage zu bejahen, ohne jedoch alle in Betracht kommenden Punkte zu erwägen: eine echte Gallerte ist das Protoplasma sicher nicht, die Hauptkriterien der Flüssigkeit, das Fehlen der Verschiebungselastizität und Inkompressibilität stellen dasselbe eher in einen Gegensatz zum Gel. Es lassen sich somit, soweit zu ersehen, aus der Zusammenstellung der physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas mit den Strukturverhältnissen der verschiedenen Zustände der Kolloide keine zwingenden Beweise für die Notwendigkeit der wabigen Struktur des ersteren in seiner Eigenschaft als Kolloid ableiten.

Will man trotzdem mit Bütschli in den Strukturverhältnissen der Gele eine Stütze für seine Plasmatheorie erblicken, so muß man auch den Ermittlungen von Hardy — der Möglichkeit echter Netze [1] (offener Netze — nach Hardy's Nomenklatur) Rechnung tragen. Die Wahrscheinlichkeit der Netzbildung im Protoplasma ist allerdings im allgemeinen sehr gering, da schwache Kolloidkonzentrationen (folglich relativ flüssige Gele) nach Hardy schaumig gelatinieren.

Die morphologischen Belege für die schaumige oder wabige Struktur der aufgezählten Zellenarten, namentlich sehr vieler Rhizopoden [2]) und Blastomeren, sind in der Tat sehr schwerwiegend (vgl. die Fig. 16 und 18). Die Aehnlichkeit der Bilder mit künstlichen mikroskopischen Schäumen, die Randstellung der Waben in der Peripherie der Vakuolen und der Alveolarschicht ist in der Tat eine ganz frappante. Bei den meisten Eiern und Blastomeren haben wir es allerdings nicht mit echten alveolären, sondern mit den sog. pseudoalveolären Strukturen zu tun, indem durch dichte Einlagerungen flüssiger oder fester Dotterpartikel oder Tröpfchen in die Wabenräume und eine entsprechende Dehnung derselben eine grobmaschige Struktur vorgetäuscht wird, in der Tat jedoch zuweilen die Wand der großen Alveolen ihrerseits noch aus feinen Waben zusammengesetzt sind.

Es läßt sich aber auch ganz „reines" und gleichzeitig völlig undifferenziertes Protoplasma, man könnte sagen „künstlich" darstellen: O. Hertwig hat vor einigen Jahren das interessante Experiment angestellt, Froscheier vor und während der Furchung zu centrifugieren, um die Sonderung des Plasmas von dem spezifisch schwereren Dotter vollständiger zu machen und die Eier dadurch in den meroblastischen Typus zu verwandeln. Er hat sich jedoch auf die gröberen Verhältnisse beschränkt und die Frage unberücksichtigt gelassen, inwieweit der animale Pol von den Dotterplättchen befreit werden kann. Versuche, die ich zu diesem Zwecke an Tritoneneiern in den frühesten Stadien angestellt habe, ergaben nun folgende Resultate: Größere Bezirke des Eies wurden bis auf das letzte Plättchen dotterfrei [3]) (vgl. III. Abschnitt). Das „reine" Eiplasma, deren vitale Integrität sich in der lebhaften, nach dem Zentri-

---

schlüsse, Zellsäfte usw. natürlich einfache Flüssigkeiten, sogar nichtkolloide Lösungen sind.

[1]) Die Entstehungsweise der offenen Netze — aus Ketten der erstarrten Kolloidtröpfchen — schließt natürlich jeden Gedanken an eine falsche optische Interpretation (wie es nach Bütschli die netzigen Plasmastrukturen sind) aus.

[2]) Der Zelleib der Infusorien gibt vielleicht die schönsten Belege für die, namentlich auch am frischen Objekte sichtbare alveoläre Struktur des Zellplasmas. Durch die verdichtete Cortikalschicht des Zelleibes gewinnt jedoch der Zelleib der Infusorien mechanische Eigenschaften, die dieselben in die folgende Gruppe der Zellen rangieren.

[3]) Der sichere Nachweis ist sehr leicht, da bei Eisenhämatoxylinfärbung alle auch die kleinsten Dotterelemente sich in der intensivsten Weise schwärzen und auch bei sehr weit getriebener Differenzierung und fast völliger Farblosigkeit des Plasmas ihre Färbung beibehalten.

fugieren ablaufenden Furchung dokumentiert, sieht nun wie ein ungemein dichtes und feines, regelmäßiges Filzwerk aus, die fädigen Elemente des Filzwerkes sind mit kleinen Mikrosomen zuweilen recht dicht besetzt. Die Maschen des Filzwerkes, ohne nachweisbaren Inhalt, sind im allgemeinen von unregelmäßiger, eher polygonaler Form in den Eibezirken, welche fern von den Furchungsstellen gelegen sind. Da, wo die Polstrahlung einer karyokinetischen Figur oder eine durchschneidende Furche eingreift, werden die Maschen entsprechend gedehnt, was den Anschein eines Faserbündels erweckt. Daß das Filzwerk einer Schaumstruktur im Sinne Bütschli's entspricht, unterliegt wohl keinem Zweifel. Will man die Elemente des Filzwerkes für Mitomelemente, d. h. nicht für Schnitte von Lamellen, sondern für wirklich individualisierte Fäden erklären und verleiht man ihnen nur die geringste, mit ihrer Konfiguration noch verträgliche Festigkeit, so müßten wir, unter Berücksichtigung der ungeheuren Dichte des Geflechtes und der unzähligen Anastomosen und Verflechtungen eine Starrheit und Resistenz des ganzen Systems erhalten, welche jedem Begriffe nicht nur von zähflüssig sondern von weich spotten müßte — es wäre übrigens direkt undenkbar durch Centifugieren die unzähligen Dotterplättchen aus dem dichten Maschenwerk zu entfernen, ohne dasselbe total zu zerreißen.

Die geschilderten Beweisführungen und Ueberlegungen von Bütschli geben uns eine sichere Handhabe zur Beurteilung der „Netzstrukturen" des in seinen physikalischen Eigenschaften als flüssig oder zähflüssig erkannten Protoplasmas: das fädige Netzwerk, welches schon von Heitzmann, Fromann, Klein, Carnoy, v. Beneden und m. A. im indifferenten Plasma gefunden und geschildert wurde, ist unter Berücksichtigung der flüssigen Beschaffenheit des Ganzen eine physikalische Unmöglichkeit; die Netzbilder können nur als optischer Ausdruck eines Wabenwerkes aufgefaßt werden.

Auf das Vorkommen der optisch netzig erscheinenden Plasmastrukturen ist aber gleichzeitig auch der unbedingte Geltungsbereich der Wabentheorie beschränkt.

Es ergibt sich in der Tat bei näherer Betrachtung, daß die wabige Beschaffenheit auch in den besten Beispielen nicht etwas dem Plasma Inhärentes darstellt, sondern eine Entwicklung, eine Genese aufweist, welche ihre Bedeutung in einem neuen Lichte erscheinen läßt. In erster Linie scheinen uns die oben mitgeteilten Versuche mit centrifugierten Tritoneneiern in dieser Hinsicht von Belang zu sein.

Das gewaltsame Herausreißen der fein verteilten Dotterplättchen durch das Centrifugieren mußte ja zu einer völligen Deformation und Zerstörung jeder denkbaren Struktur, namentlich auch der wabigen geführt haben. Wenn wir somit dieselbe in den dotterfreien Eibezirken trotzdem entdecken, kann es sich, streng genommen, nicht um eine präexistierende, ursprünglich wabige Beschaffenheit des Eiplasmas, sondern um eine experimentelle Wiedererzeugung einer Struktur durch vorläufig unbekannte Ursachen handeln. Die direkte Schlußfolgerung daraus ist nun 1. daß die vitalen Eigenschaften des Plasmas nicht unbedingt an die wabige Struktur (wenigstens nicht an die für uns sichtbare) gebunden sein können, sondern daß diese Strukturen von ganz unbekannter Art — ultramikroskopisch sind,[1]) unseren Wabenstrukturen wahrscheinlich bloß mechanische und einige andere Funktionen zukommen; 2. daß es wahrscheinlich die chemisch-physikalische

[1]) In ganz ähnlichem Sinne spricht sich neuerdings auch Wilson aus. Vgl. The Cell etc. 2. Auflage.

Beschaffenheit des im Plasma enthaltenen Stoffgemenges es mit sich bringt, daß schaumige Strukturen, vielleicht durch Vermittlung eines emulsionsartigen Stadiums im selben entstehen können.[1])

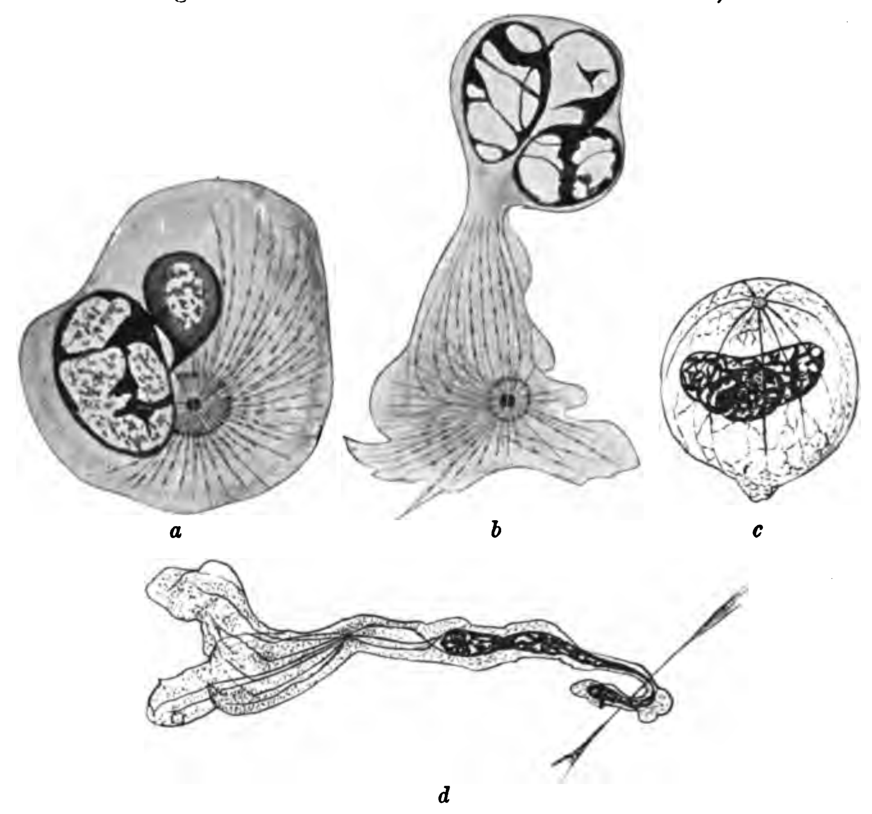


Fig. 8. Salamanderleukocyten mit Centralkörperpaar, Sphäre und organischen Radien.
a u. *b* (nach M. Heidenhain '92).
c u. *d* (nach Klemenciewicz '03).

In sehr überzeugender Weise wird die ontogenetische Entstehung der wabigen Struktur im Eie des Rhynchelmis von Veydowsky und Mracek geschildert. Nachdem das Spermium in die Tiefe des Eies eingedrungen, sammelt sich in kurzer Zeit um das Centriol desselben eine reichliche Menge eines völlig amorph erscheinenden, an feinen granulären Einschlüssen reichen Protoplasmas. Indem nun der centrale Teil derselben eine wabige Metamorphose erfährt, entsteht erst die scharf begrenzte Centrosphäre. Die Entstehung der Waben führen die Verfasser auf eine Quellung

[1]) Ich konnte mir vorläufig keine Vorstellung darüber bilden, wie diese Neuschaffung der wabigen Struktur vor sich gehen mag: ich muß hier hervorheben, daß die Eier durch 5 Stunden ununterbrochen und stark centrifugiert wurden — es ist sehr wahrscheinlich, daß die Sonderung der Dotterplättchen schon nach kurzer Zeit geschah, daß das abgesonderte reine Protoplasma im Beginn völlig homogen gewesen und durch nachträgliche Vakuolisation, und eine Art Emulsionierung schließlich wabig wurde.

Anm. bei d. Korrektur: Weitere Versuche ergaben mir in der Tat, daß der unmittelbare Effekt des Centrifugierens zur völligen Sonderung der flüssigen und zäheren Bestandteile des dotterfreien Plasmas führt, und das die Entstehung der Wabenstruktur einen Neubildungsvorgang aus diesem geänderten Hyaloplasma und Enchylemm darstellt. (Vgl. Verh. d. anat. Gesellschaft in Jena, '904.)

oder Auflösung der Granula, wodurch eine zum Schaumgemenge führende Emulsion entstehen muß. Es ist von hohem Interesse, daß dieser Bildungsmodus einer vital auftretenden Schaumstruktur in vollem Maße den Prozessen bei den künstlichen Schäumen BÜTSCHLI's entspricht, was natürlich auch die vitale Dignität der Schaumstruktur im entsprechenden (s. S. 15) Lichte erscheinen läßt.

Wenn somit die netzige oder retikuläre Struktur des undifferenzierten Plasmas durch BÜTSCHLI und seine Schule aus dem Felde geschlagen wurde und auch das anscheinend strukturlose Plasma mit großer Wahrscheinlichkeit als feinschaumig aufgefaßt werden darf, so sind die deutlich fädigen Strukturen, welche von so vielen Forschern vor allem und besonders eingehend von W. FLEMMING beschrieben und geschildert wurden, eine durch unsere bisherigen Betrachtungen noch gänzlich unberührte Frage.

In ganz exquisiter Weise kommen fibrilläre Strukturen in den Leukocyten zur Ausbildung. Die Attraktionssphäre derselben wird in prächtiger Ausbildung auch im Ruhestadium erhalten (FLEMMING, HERMANN) und ist mit außerordentlich reicher Strahlung versehen.

In außerordentlich genauer und erschöpfender Weise wurden die betreffenden Verhältnisse von M. HEIDENHAIN studiert und abgebildet.

Der ganze Zelleib der Leukocyten ist nach der Schilderung des Autors aus einem dichten Mitomgerüst mit dazwischen liegender strukturloser Grundsubstanz ausgefüllt. Obwohl die zentrierten Mitomfäden im ganzen überwiegen und auch das mikroskopische Bild des Ganzen beherrchen, sind auch zahlreiche, regellos verlaufende Plasmafäden nachweisbar; recht auffallend ist die Quergliederung der radiären Fäden, eine Erscheinung, welche als ein häufiges, ja regelmäßiges Vorkommnis vieler Astrosphären (Ascarisei — VAN BENEDEN, Samenzellen des Salamanders — Drüner)[1]) gewiß von funktioneller Bedeutung sein muß: die aufgereihten Mikrosomen (VAN BENEDEN) geben zuweilen durch ihre regelmäßige Anordnung den Eindruck konzentrischer Kreise, und werden von M. HEIDENHAIN als der Ausdruck einer Schichtung des Cytoplasmas aufgefaßt.

Die Auffassung der Plasmastrahlen als kontraktiler Elemente und die daran sich anschließenden Spekulationen von HEIDENHAIN, welcher in ihnen sog. organische Radien der Zelle erblickt (s. u. Kap. II), dürften sehr berechtigten Anzweiflungen unterworfen sein, die morphologischen Tatsachen selbst sind jedoch zu prägnant, um noch irgendwie angezweifelt werden zu können. Viel weniger gesichert erscheinen dagegen die ziemlich vereinzelten Angaben über den fibrillären Bau der Amöben, namentlich des Ektoplasmas derselben. Mit diesbezüglichen Schilderungen stellen sich GREEF und KLEMENCIEWICZ in einen schroffen Gegensatz zu der Mehrzahl der anderen Autoren, deren Stellung in der Frage um so günstiger ist, als sie sich vielfach auf Beobachtungen am lebenden stützen können, wogegen die Angaben über fibrillären Bau der Amöben an fixiertem Material gewonnen wurden (vgl. Näheres im Kap. „amöboide Bewegung").

Als weitere Beispiele fadiger Elemente innerhalb des undifferenzierten Protoplasmas können nach FLEMMING Filamente in den lebenden Knorpelzellen in Säugetiereiern etc., die kürzeren und längeren Stäbchen angeführt werden, welche nach M. HEIDENHAIN's Beobachtungen an lebenden Zellen der Staubhaare des Kürbis in den Wabenwänden des protoplasmatischen Schaumgerüstes eingelagert

[1]) Vgl. Abschnitt III.

sind und sich an der Strömung des Plasmas beteiligen (vgl. auch Diatomeen, LAUTERBORN Abschnitt III).

Der einzige Versuch, die fadigen Strukturen des undifferenzierten Protoplasmas mit den statischen Eigenschaften der Zelle in Beziehung zu setzen, rührt von HEIDENHAIN her. Inwiefern seine Vorstellungen von dem axialen Aufbau und Symmetrieverhältnissen der Zelle für unsere Kenntnisse als fördernd angesehen werden dürfen, wird sich aus dem Weiteren ergeben (S. 22). Eine direkte Beziehung zur Zellstatik ergibt sich aus der angeblichen Befestigung des centrierten Mitoms (der organischen Radien) an der Zelloberfläche: da die Radien als gespannte Fäden angesehen werden, sollen sie den Spannungsdruck des Zelleibes — den Zellturgor erzeugen.

HEIDENHAIN beraubt sich jedoch selbst jeder tatsächlichen Basis, indem er auf die zahlreichen Einwände hin, welche gegen die allgemeine Verbreitung der organischen Radien geltend gemacht wurden, von den von ihm bei Leukocyten aufgefundenen strukturellen Vorbedingungen absieht und neuerdings wiederum selbst hervorhebt, daß „das Spannungsgesetz, bei Lichte besehen, keine Strukturtheorie, sondern eine Theorie der Kräfte“ ist! Letzteres will soviel besagen, als nach HEIDENHAIN's Ansicht das Mikrocentrum stets zum Centrum der Zelle strebt, der Kern stets excentrisch liegt, die Mittelpunkte beider durch eine organische Achse, das Centrum der Zelle treffende Gerade verbunden sind.

Da die, diesen Gleichgewichtszustand erzeugenden statischen Verhältnisse aus der Zugwirkung und Spannung der organischen Radien abgeleitet und am Modell demonstriert wurden, so ist durchaus nicht einzusehen, wieso die oben aufgestellten Beziehungen ohne diese Radien, ohne ein centriertes System vorkommen sollten.

Was soll denn überhaupt einen Zug auf das Mikrocentrum etc. ausüben, wenn demselben eine Lage als Centrum und Angriffspunkt spannender Kräfte nicht mehr zukommt? Die Erörterungen von HEIDENHAIN erteilen darüber keine Auskunft.

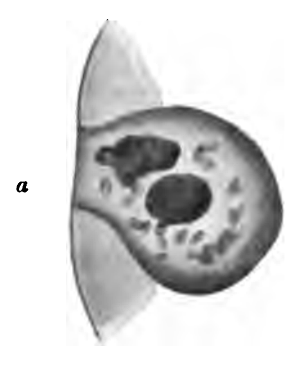
Wenn man von der HEIDENHAIN'schen Spannungstheorie absieht, welche für uns Interesse besaß, insofern sie auf undifferenzierte Zellen Anwendung fand, so können wir den fadigen Strukturen in diesen Zellkategorien keinerlei Beziehungen zu ihren statischen Eigenschaften beimessen; die Gründe, welche die Deutung des mikroskopischen Bildes des undifferenzierten Plasmas als eines feinen Retikulums (treilli protoplasmique) (HEITZMANN, FROMANN, CARNOY, v. BENEDEN u. A.) unmöglich machen, wurden im obigen geschildert: treten dagegen lose fadige Elemente als Einlagerungen in das wabig gebaute Protoplasma auf (wie z. B. die Kinoplasmafasern der botanischen Autoren, die achromatische Figur, vgl. Abschn. III), so können sie die statischen Eigenschaften des Zelleibes keinefalls beeinflussen, da sie im flüssigen Medium gewissermaßen frei suspendiert oder in wabige Wände eingelagert erscheinen.

Physikalische Eigenschaften des Zellkernes.

Es wurde bis jetzt nur selten die Frage über die physikalische Beschaffenheit des Zellkernes, als Ganzes betrachtet, einer ernstlichen Betrachtung unterworfen, obwohl ein großes biologisches Interesse sich mit einer genauen Beantwortung derselben verknüpft.

Die Mehrzahl der Autoren neigt, ohne nähere Prüfung, zur Annahme einer halbflüssigen meistens zähen Beschaffenheit des Kernes; es scheinen ja in der Tat mehrere Tatsachen der Formänderungen des Kernes nur unter dieser Annahme erklärbar zu sein: es gehören hierher vor allem die sehr weitgehenden Deformationen des Zellkernes in prallgefüllten Drüsenzellen, in besonderem Maße, den Schleimbechern. Ob jedoch in diesen Fällen nur passive Formänderung durch Kompression, oder Volumabnahme durch Austritt von Kernstoffen in das Cytoplasma vorliegt, ist vorläufig nicht entschieden; viel eindeutiger sind dagegen diejenigen Bilder, welche aus den Er-

scheinungen der Diapedese der Leukocyten[1]) und der amitotischen Kernteilung[2]) erschlossen werden können. Es gehören beide Vorgänge zu den völlig aktiv-autonomen Lebensäußerungen der Zelle, bei welchen, namentlich bei der Amitose, eine passive Zerrung des Kernes und namentlich auch Volumänderungen desselben mit völliger Sicherheit ausgeschlossen werden können: die starken Einschnürungen der Kerne, welche zum Teil zu langen dünnen Fäden ausgezogen werden, scheinen nun mit zwingender Gewalt zur Auffassung des Kernes als eines zähflüssigen, stark fadenziehenden Flüssigkeitstropfens zu führen. Wenn wir nun schließlich die ausgiebigen amöboiden Bewegungen des Kernes, namentlich des Keimbläschens verschiedener Eier in



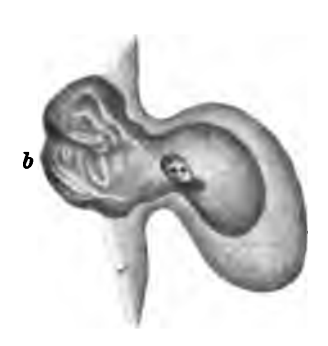


Fig. 9. Teile der Kerne unreifer Eier von Echinus microtuberculosus.
a. Einströmung des Nucleolus in die Kernoberfläche — typische Randwinkelstellung des Nucleolus — möglich nur bei wirklichem Zusammenfließen der Kern- und Nucleolusoberflächen.
b. Preßversuch an einem unreifen Eie: der Kern fließt in eine Protuberanz des Eies hinein: Fältelungen der hinteren Hälfte des Kernes.
(Nach ALBRECHT '903.)

unsere Betrachtung mitheranziehen (KORSCHELT, v. BAMHECKE vgl. Kap. II), so wird es zu einer zwingenden Notwendigkeit, auf die Beschaffenheit des Zellkernes die gleichen Vorstellungen zu übertragen, welche wir an eine amöboide Zelle als Ganzes anknüpften. Es entsteht auch somit für uns die Pflicht, der Frage über Existenz und Beschaffenheit der Kernmembran näher zu treten.

Fig. 9a. Teil des Keimbläschens eines Ovarialeies des Salamanders. Die Kernoberfläche in zierliche feine Falten gelegt; durch dichtes Anliegen des Cytoplasmas eine nachträgliche (nicht im Moment der Fixierung) aufgetretene Schrumpfung ausgeschlossen.



Dieser, bis jetzt stark vernächlässigte Punkt der Zellbiologie wurde neuerdings durch die interessanten Untersuchungen ALBRECHT's wesentlich gefördert.

Hält man sich zunächst an die Untersuchung der Kerne im fixierten Zustande, so läßt sich in der Tat in den meisten Fällen eine

[1]) Vgl. Fig. 8d (S. 16).
[2]) Vgl. Kap. VII.

scharfe lineäre Begrenzung des Kernes gegen das Cytoplasma hin nachweisen; manche Autoren, wie SCHWARZ, SCHIFFERDECKER, RABL u. A. gehen sogar weiter und glauben stets eine doppelte Kernmembran chromatischer oder nukleärer und cytoplasmatischer Herkunft nachweisen zu können.

Der eventuelle Stoffaustausch zwischen Kern und Cytoplasma soll dabei durch Fensterungen der Membran ermöglicht werden, es werden auch von mancher Seite Infraktionen derselben beim Durchtritt der Nukleolen in das Cytoplasma abgebildet. Diesen, vorwiegend aus der Betrachtung des fixierten Präparates gewonnenen Schlüssen widersprechen auf das entschiedenste die, namentlich von ALBRECHT gesammelten Erfahrungen am lebenden Objekte.[1])

Von besonderem Interesse sind folgenden Punkte:

1. Keimbläschen der unreifen Seeigeleier aus dem Zelleibe herausgepreßt, fließen zu zwei und zu drei zu einem völlig homogenen kugeligen Tropfen zusammen.

2. Wird das Kernkörperchen an die Oberfläche des Keimbläschen herangepreßt, so zeigen sich deutliche, für Flüssigkeitstropfen typische Randwinkelstellungen (Fig. 9a). Dasselbe gilt auch für das Heranpressen des Kernes an die Eioberfläche.

3. Bringt man durch starkes Pressen das Keimbläschen zum Bersten, so erfolgt eine totale Vermischung des Kerninhaltes mit dem Eiplasma ohne nachweisbare, faltenartige Residuen der Kernmembran.

Die letzten zwei Punkte, welche das Vorhandensein einer festen individualisierten, eventuell porösen, nicht flüssigen oder gar doppelten Membran für die betreffenden Kernarten ausschließen, bringen aber andererseits einen strikten Beweis für das Vorhandensein eines differenten, weder mit dem Cytoplasma noch mit dem Kerninhalt mischbaren Flüssigkeitsmantels, welcher somit eine flüssige Scheidewand zwischen Kern und Plasma schafft; das gleiche gilt auch für die Abgrenzung des aus ähnlichen Experimenten von ALBRECHT als flüssig nachgewiesenen Kernkörperchens. Die chemisch differente Beschaffenheit der Kernoberfläche kann in manchen Fällen auch aus den Bildern der fixierten Kerne, namentlich der Keimbläschen der Amphibien erschlossen werden, in Fällen, wo eine nachträgliche, nach der Fixierung erfolgte Schrumpfung sich ausschließen läßt (Fig. 9a).

Wenn man die Möglichkeit des steten Wechsels der Oberflächenausdehnung des Kernes in Betracht zieht, so muß diese differente Schicht, dem Ektoplasma der Amöbe vergleichbar, sich aus der Kernsubstanz herausdifferenzieren oder entmischen und sich wiederum mit derselben vermengen können; es scheinen hier nach ALBRECHT's Untersuchungen, vorwiegend die, im Kerne eingeschlossenen „myelinogenen" hauptsächlich lipoiden Substanzen in erster Linie beteiligt zu sein.

Der, anscheinend so gesicherten Auffassung des Kernes als eines flüssigen oder höchstens zähflüssigen Tropfens stellen sich allerdings bei näherer Betrachtung Tatsachen entgegen, die, wie es scheint, mit derselben ganz unverträglich sind; es sind spezielle Kernformen, welche als ruhende statische Konfigurationen eines flüssigen Gebildes undenkbar sind, und nur unter der Voraussetzung eines ständigen Formwechsels, einer amöboiden Bewegung aus der flüssigen Be-

[1]) Es muß allerdings hervorgehoben werden, daß von mancher Seite eine doppelte liniäre Kontur auch am lebenden Kerne gesehen wurde z. B. in den Knorpelzellen (FLEMMING) u. m. A.

schaffenheit des Kernes erklärt werden könnten; es gehören hierher die so häufigen Ringkerne und die reichverzweigten Kerne mancher Zellen (z. B. Raupenspinndrüsen KORSCHELT). Es ist vor allem die Entstehungmöglichkeit der Ringkerne sowohl aus den Tochtersternen der Anaphasen (MEVES Abschn. III), wie namentlich durch Arrosion seitens der Sphäre (BALLOWITZ Abschn. III), welche, unserer Ansicht nach, aus den für die amöboide Bewegung abgeleiteten Prinzipien durchaus nicht gefolgert werden können; es müßte somit auch in der Frage nach dem Aggregatzustand der Kerne im allgemeinen, dieselbe Reserve, wie in den analogen Fragen in Bezug auf den Zelleib auferlegt werden. Trotz der nachweisbar flüssigen Beschaffenheit zahlreicher Kerne in allen ihren Teilen sind nichtsdestoweniger in speziellen Fällen gerüstartige Differenzierungen innerhalb derselben zu vermuten, welche denselben eine Eigengestalt aufdrücken, die wir bei Flüssigkeitstropfen stets vermissen werden.

B. Zellen mit typischer Eigenform.

Wenn wir uns an die Betrachtung der statischen und mechanischen Eigenschaften derjenigen Zellenarten wenden, denen eine typische regelmäßige Körperform, welche nur sehr beschränkte Deformationen zuläßt, zukommt, so sind hier vor allem diejenigen Zellen auszuschalten, welche ein echtes starres Skelett besitzen und auf das-

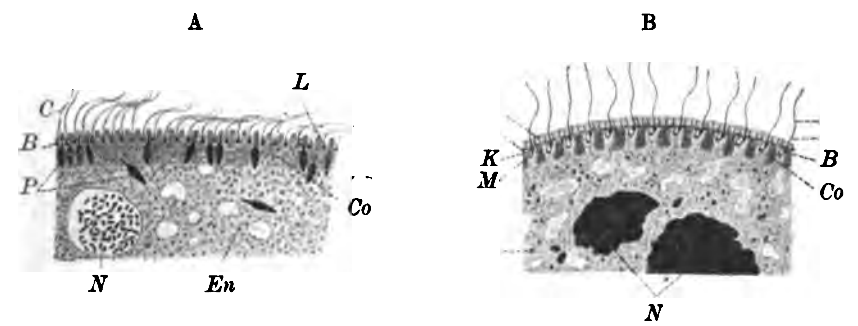


Fig. 10. Flimmerapparate und Oberflächendifferenzierungen verschiedener Infusorien:
A = Querschnitt durch Paramaecium caudatum.
L Leistchen der Oberfläche, *P* Trychocysten, *N* Nahrungsvakuole, *B* Basalkörper, *Co* Cortikalplasma.
B = Prorodon teres, Querschnitt.
M Myoneme, *Km* Kanal des Myonems. Die übrigen Bezeichnungen wie A.
(Nach N. H. MAYER '903).

selbe die Stützfunktionen und die allgemeine Konfiguration übertragen; es gehören hierher namentlich die unzähligen Arten verschiedener Protozoen aus den Klassen der Talamopheren, der Radiolarien einerseits, die mit einer Zellulosemembran versehenen pflanzlichen Zellen andererseits. Wenn man von dem Skelett absieht, so

verhalten sich die Weichteile wie nackte Zellen, mit einigen, weiter zu besprechenden Eigentümlichkeiten. Es kann somit in Bezug auf die hier in Betracht kommenden Körperstrukturen auf den vorigen Abschnitt verwiesen werden.[1])

Die Protozoen liefern aber auch gleichzeitig in ihren höchsten Repräsentanten, den Infusorien, ein schönes Beispiel von freien Zellen mit konstanter, stabiler Körperform und entsprechenden statischen Eigenschaften. Sie verdanken dieselben zum größten Teil der eigentümlichen Differenzierung ihrer Körperoberfläche, d. h. Alveolarschicht mit der mehr oder weniger mächtigen Pellicula und dem Cortikalplasma.[2]) Die von der dünnen Pellicula nach außen begrenzte Alveolarschicht besteht aus einer in typischer Randstellung aufgestellten Wabenreihe, denen sich Verdichtungen des Ektoplasmas in sehr mannigfaltiger Weise, je nach den Spezies hinzugesellen (Bütschli).

Die Cortikalschicht des Plasmas scheint von relativ derber Beschaffenheit zu sein und zeigt nichts von den Strömungen des Endoplasmas; auch dringen Nahrungsvakuolen und Nahrungspartikel nie in dieselbe ein. Die kontraktilen Vakuolen sind dagegen stets im Cortikalplasma lokalisiert. Das Gros des Zelleibes der Infusorien, d. h. das gesamte Endoplasma verhält sich unstreitbar einer Flüssigkeit gleich und an den Strukturbildern des Cytoplasmas, wie des Kernes, feiert die Wabenlehre Bütschli's ihre größten Triumphe. Die regelmäßige Strömung des Plasmas (Cyklose), das Eindringen der Nahrungspartikel aus dem Cytopharynx in das Innenplasma und das Fortführen derselben in Vakuolen, das Zerfließen der Infusorien unter mechanischem Druck (Kölsch), die typische alveoläre Begrenzung des letzteren und mehrere andere Tatsachen können als unerschütterliche Beweise dieser Auffassung gelten.

Der eigentümliche Aufbau der Cortikalschichten (Pellicula, Alveolarschicht und Cortikalplasma) verleiht ihnen eine Resistenz und Elastizität, die den einfachen Schaumlamellen nicht zukommen und für den ganzen Habitus des Infusorienkörpers charakteristisch sind. Es wird zunächst die erste Differenzierung echter motorischer Organellen möglich und sogar notwendig, da der Wechsel der Körperform, soweit er für den Organismus von Nutzen sein kann, durch die Oberflächenverhältnisse nicht weiter möglich ist: an der Basis der Alveolarschicht werden in besonderen Kanälen, die sog. Myonemen eingelagert, deren Kontraktionen den aktiven Formwechsel des Körpers verursachen (Bütschli, Engelmann, Schewiakoff, N. Maier u. A. Fig. 10 B). An der kontraktilen Natur dieser Myoneme kann nach den übereinstimmenden Angaben der genannter Forscher kein Zweifel bestehen. Ihre scharfe Differenzierung, Anisotropie, lassen sie mit echten Muskelfibrillen gleich setzen. Eine Querstreifung wurde bis jetzt stets vermißt.[3])

In wesentlich anderer Weise, wie bei Infusorien sind die statischen Strukturen und die ganze innere Architektur der Mehrzahl der anderen Zellen ausgebildet.

---

[1]) Die Betrachtung der Zellskelette sowie der intercellulären und epicellulären Stützsubstanzen gehört nicht in den Rahmen dieses Buches.

[2]) Es wurden außerdem auch spezielle Stützapparate und Fasern beschrieben (Bergh u. A.).

[3]) Bei Myofibrillen der Gregarinen wurde dagegen eine Querstreifung von Schewiakoff u. A. beschrieben.

Die überwiegende Mehrzahl der Metazoenzellen steht in einem festen Verbande, welcher ihnen natürlich eine bestimmte Form aufdrückt; lösen sie sich jedoch aus diesem Verbande, was in der Regel durch einen krankhaften Vorgang oder einen künstlichen Eingriff geschieht, so wird ihre Form beibehalten und ist gar keine Tendenz zur Abkugelung und Annahme der „minimalen Flächen" vorhanden, welche so charakteristisch für die nackten Zellen ist und am meisten ihre Beziehungen zu echten Flüssigkeiten verrät.



Fig. 11. Darmepithelzellen vom Frosch. (Nach M. Heidenhain '99.)

Wenn man z. B. ein Epithelgewebe frisch zerzupft, so bleiben die Zellen in Form hoher schlanker Prismen mit spitz zulaufender Basis in ihrer, durch den epithelialen Verband aufgedrückten Gestalt völlig erhalten, wobei eine Einwirkung von Gerinnungserscheinungen ausgeschlossen werden könne, wie sich durch viele Erscheinungen leicht kontrollieren läßt. Den Epithelzellen, zum wenigsten bestimmten Re-

präsentanten derselben ist somit nicht nur eine gewisse Struktur ihres Zelleibes, sondern auch eine bestimmte, typische Gestalt eigen.

Die Gesetzmäßigkeit in der äußeren Gestalt und dem Aufbau der Zellen wurde von vielen Autoren vielfach als eine besondere „Polarität" der Zelle aufgefaßt und demnach eine „organische" Zellenachse konstruiert. Der Begriff der letzteren wurde allerdings in sehr verschiedener Weise formuliert.

Indem der Entdecker des Centrosomas, van Beneden, Flemming und nach ihnen M. Heidenhain, die Zellachse durch das letztere und das Centrum der Zellkernes oder durch die Verbindungslinie beider Centralkörper (Flemming) legten, glaubten sie einem besonders wichtigen Verhältnis, auch bei nackten Zellen, namentlich den Leukocyten (Flemming, Heidenhain) einen präzisen Ausdruck zu verleihen, indem die von ihnen konstruierte Achse eine Bilateralsymmetrie aufdecken sollte. Heidenhain sucht der Achse eine konkretere Bedeutung zu verleihen, indem er an dieselbe seine Lehre von den organischen Radien anknüpfte. Daß diese Lehre nicht nur einer genügenden tatsächlichen Begründung entbehrt, sondern auch wichtige theoretische Bedenken erwecken muß, wird zum Teil im Kap. II, in der Hauptsache in der Lehre von der Zellteilung auseinandergesetzt. Nun werden aber von einigen Autoren die von Zimmermann, Heidenhain, Cohn u. A. gemachten Befunde der Centrosomen in den Zylinderepithelien als neue Stütze für den Satz angesehen, daß die Verbindungslinie des Kernes mit dem Centrosom der Achse der Zelle, in diesem Falle der Längsachse, entspricht. Wenn man sogar die centrosomale Natur der Zimmermann'schen Diplosomen zugibt, was ja sehr fraglich erscheint (vgl. Abschn. III), so wird ja bei nüchterner Betrachtung zugegeben werden müssen, daß der in der schon angeführten Weise konstruierte Begriff jeder tatsächlichen Bedeutung entbehrt und streng genommen, nichts ausdrückt, da er weder in die strukturellen Verhältnisse der Zelle eine leitende Richtschnur hereinzubringen vermag, noch einem funktionellen Charakter einen adäquaten Ausdruck verleiht. Von viel größerem Interesse und Bedeutung sind dagegen die neueren Befunde M. Heidenhain's, welche sich auf Darmepithelien der Amphibien beziehen und eine eigentümliche bilaterale Symmetrie der ganzen Zellen erweisen, welche sich in mancher Hinsicht den älteren Angaben und Auseinandersetzungen Rabl's anschließen.

Der Zelleib der betreffenden Epithelien ist von einem regelmäßigen System ziemlich dicker Protoplasmafasern durchsetzt, welche von der freien Zelloberfläche, dicht unterhalb der eigentümlichen, anscheinend strukturlosen Schicht angefangen, sich in die Tiefe der Zelle begeben, um an einem bestimmten an der seitlichen Zellfläche oder häufiger in der Richtung des Zellfußes gelegenen Punkte zu konvergieren (Fig. 11). Es erwies sich nun, und darin liegt das Hauptinteresse des Befundes, daß die Faserkegel nicht ein indifferent symmetrisches oder gar regelloses Gebilde darstellen, sondern eine deutliche Bilateral- oder — nach Heidenhain's Ausdruck — Dorsoventralsymmetrie der Zelle bestimmen; daß es sich in diesen Fällen, im Gegensatze zu der vorhin geschilderten Zellenachse, um einen tatsächlich tief in die Beschaffenheit der Zelle eingreifenden Bauplan handelt, liegt auf der Hand.

Die Befunde an den Darmepithelien bleiben nun nicht ganz vereinzelt, sobald man die analogen Fibrillenkegel in vielen Flimmerzellenarten berücksichtigt, die in ausführlicher Weise im Kap. II besprochen werden. Wenn man namentlich den Umstand in Betracht zieht, daß die Wahrscheinlichkeit für eine Bedeutung der Faserkegel für den Flimmerapparat ganz gering ist, so muß um so mehr ihre Beziehung zu den statischen oder mechanischen Eigenschaften der Zellen ins Gewicht fallen. In ganz exquisiter Weise sind nun schließlich die faserigen Strukturen in all den Epithelarten ausgebildet, deren Querdurchmesser relativ zu ihrer Höhe gering erscheint [1]) und welche namentlich weitgehenden mechanischen Deformationen seitens der umgebenden Organe oder ihrer eigenen Unterlage ausgesetzt sind. Zu den schönsten Beispielen dieser Art gehören die Epithelien von verschiedenen Würmern, z. B. der Regenwürmer. Die faserigen Strukturen beschränken sich hier vorwiegend auf die Außenzonen der Zellen, sind aber dafür von ganz außer-

[1]) So z. B. die faserigen Stützapparate der Ependymzellen, vieler Sinneszellen, der Corti'schen Pfeiler usw.

ordentlicher Mächtigkeit (Fig. 12 u. 13). Der Verlauf der Fasern ist bald geschlängelt, bald mehr gradlinig. In vielen Fällen dürfte es sich dabei um eine passive Dehnung der Epithelien durch Seitenkompressionen handeln, worauf ihr auffallender Formwechsel hindeutet. Die Fasern vermögen aber auch bei einigen Epithelarten einen aktiven Formwechsel zu erzeugen, indem sie von nachweisbar kontraktiler Natur sind.[1])

Eine große Ausdehnung und Bedeutung scheinen die faserigen Strukturen verschiedener anderer Epithelarten, Drüsenepithelien und namentlich drüsiger Ausführungsgänge zu erlangen. Am längsten bekannt und am deutlichsten ausgesprochen ist die basale Stäbchenstruktur der Nierenepithelien (R. HEIDENHAIN). Durch die älteren Untersuchungen dieses Forschers wissen wir, daß die Nierenepithelien bestimmter sezernierender Abschnitte durch Maceration in einer ganz eigentümlichen Weise zerfasert werden können. Diese Stäbchen entsprechen unstreitbar bis zu einem gewissen Grade präexistierenden Strukturen, da sie sowohl an frisch untersuchten, wie auch an gefärbten Präparaten erkennbar sind. Wie HEIDENHAIN vermutete und durch ROTSTEIN, SAUER u. A. des näheren geschildert wurde, bestehen die Stäbchen in vielen Fällen aus perlschnurartig aneinandergereihten Mikrosomen. Neuere Untersuchungen mit vervollkommneten Färbungsmethoden haben diese Stäbchen und Fädchen in noch schärferer Gestalt hervortreten lassen, jedoch zuweilen ohne Spur einer körnigen Zusammensetzung. Ganz analoge Strukturen, welche ebenfalls nur im basalen Teile der Zelle sichtbar, jenseits des Zellkernes völlig zu verschwinden scheinen, sind auch an den Ausführungsgängen vieler Drüsen, zuweilen mit einer frappanten Deutlichkeit, sichtbar. Es können jedoch, sowohl in diesen Fällen, wie auch in den Nierenepithelien, Verwechslungen mit ganz anderen Bildungen vorliegen.



Fig. 12. Zellen aus der Magenwand des Lumbricus (Bürstenepithelien). Der axiale Teil der Zellen zeigt eine ganz lockere, grob wabige Beschaffenheit. Die peripheren Zonen eine sehr mächtige Schicht deutlich gestreiften Protoplasmas, mit einzelnen eingestreuten, dicken Fibrillen.

Wie wir es zum Teil schon durch R. HEIDENHAIN, namentlich durch BOEHM wissen, sind die betreffenden Zellen nichts weniger als reguläre, eckige Prismen, besitzen vielmehr zahlreiche und unregelmäßige leistenartige Vorsprünge ihrer Seitenflächen, welche vielfach ineinander greifen und auf optischen oder wirklichen Längsschnitten stäbchen- oder streifenartige Strukturen vortäuschen können. Es kommt aber noch schließlich als letztes eine zuweilen deutlich lamellenartige Anordnung des Zellplasmas in den Basalpartien der betreffenden Zellen, welche aus den nämlichen Gründen mit Stäbchenstrukturen verwechselt werden können (K. W. ZIMMERMANN).

(Ueber die Beziehungen dieser und ähnlicher fadiger Gebilde zur stofflichen Tätigkeit d. Zelle vgl. Kap. IV).

Wenn wir einen Ueberblick über die zahlreichen angeführten Epithelarten werfen, denen sich noch unzählige andere anreihen ließen, so dürfen wir uns der Tatsache nicht verschließen, daß faserige Längsstrukturen der zylindrischen Epithelien von entschiedenerer, eingreifender Bedeutung für diese Zellenarten sein müssen. Die stärkste Ausbildung derselben gerade in denjenigen Epithelien, welche

[1]) In dieser Hinsicht sind von großem Interesse die Angaben von Frl. POLOWZOW, die sich auf das Pharynxepithel des Lumbricus beziehen. Diese Fasern dürften wohl das erste Beispiel von nachweisbar kontraktilen Elementen in Epithelzellen sein. (Kap. II B.)

rein mechanischen Funktionen obliegen (die angeführten Beispiele der verschiedenen Epithelien des Lumbricus und namentlich verschiedene Epidermisepithelien der Wirbeltiere) oder durch ihre Nachbarschaft bedeutenden mechanischen Deformationen ausgesetzt werden können (Darmepithelien vgl. Graf SPEE) und namentlich ihre zuweilen sehr ausgesprochene ganz oberflächliche Lage im Bezug auf den Zelleib (vgl. namentlich ELLERMANN [1]) und POLOWZOW, Kap. II B) deuten mit großer Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß ihre Bedeutung viel weniger oder gar nicht von Seiten der stofflichen Tätigkeit der Epithelien als vielmehr in ausschließlich statischen oder mechanischen Funktionen derselben zu suchen ist.

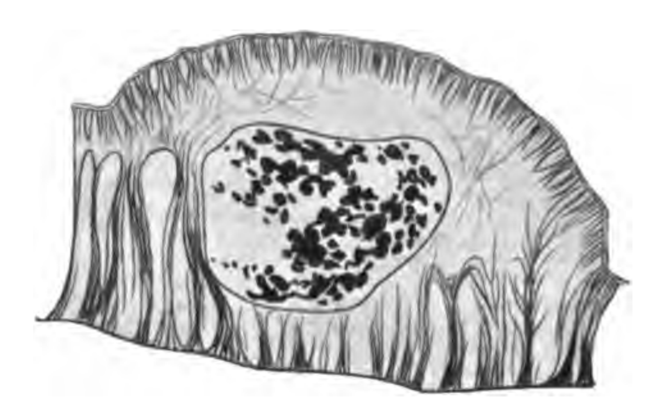


Fig. 13. Intestinalzelle eines Isopoden-Oniscus murarius. Stark ausgebildete Stützfasern (in Bündeln angeordnet), die Epithelzellen ohne scharfe Grenzen syncitial ineinander greifend. (Nach VIGNON '901).

Es muß ja in der Tat erwogen werden, daß für die so weitgehende Beibehaltung der Eigenform seitens der abgetrennten Zylinderepithelien eine ausreichende strukturelle Grundlage gegeben werden muß. Eine physikalisch homogene Substanz könnte derselben nur im Falle einer sehr weitgehenden Zähigkeit genügen, namentlich wenn man die so kleinen absoluten Dimensionen der Zellen berücksichtigt, welche den relativen Oberflächendruck in ganz enormem Maße steigern müssen. Eine flüssig-wabige Struktur, wie sie nach BÜTSCHLI auch diesen Epithelien zukommen soll, wird natürlich ebensowenig diesem Postulat entsprechen können.

Wenn man von der Annahme einer fast starren Beschaffenheit der ganzen Grundsubstanz absieht, welche durch unzählige Tatsachen undenkbar gemacht wird, so muß die Konstanz der Körperform entweder auf bedeutende Differenzierungen der Oberflächen, oder auf spezielle Stützorgane des Zelleibes selbst zurückgeführt werden. Wie mächtig solche cutikuläre Differenzierungen sein müssen, haben uns zur Evidenz die Infusorien gezeigt — es könnten somit irgendwie bedeutende analoge Gebilde bei den Epithelien unmöglich unserer Aufmerksamkeit entgehen. Es sind aber umgekehrt, speziell die Epithelien, denen man jede cutikuläre Verdichtung der ektoplas-

[1]) Epithelien aus den Lebergängen der Helix (vgl. dagegen M. HEIDENHAIN's Schilderung Kap. II, Flimmerbewegung).

matischen Schichten der Seitenflächen häufig absprechen muß; es ist auch dabei der so häufig vorkommenden eigentümlichen Verbindungsbrücken der einzelnen Zellen zu gedenken, welche die hochgradige Plastizität bei Dehnungen, Durchtritt der Leukocyten usw. so deutlich erweisen. Es muß einer gewissen Starrheit des ganzen Zelleibes, sowie einer speziellen kontinuierlichen Cortikalschicht schon die außerordentliche Plastizität der Epithelien bei verschiedenen mechanischen Beeinflussungen entschieden widersprechen, da ja letztere Eigenschaft durch die erstere völlig vereitelt wäre. Der notwendigen Verknüpfung der hochgradigen Plastizität mit der Elastizität, welche die Deformationen (Längsdehnungen) in kurzer Zeit zurückgehen läßt, kann dagegen in sehr ungezwungener Weise durch das Gerüstsystem von ziemlich zugfesten, aber durchaus nicht starren Fasern entsprochen werden. Von besonderer Wichtigkeit sind hier die Befunde von abwechselnd geschlängeltem und gestrecktem Verlaufe der Fasern, da man aus ihnen mit Bestimmtheit ableiten kann, daß die Elastizität der Zellen den Eigenschaften ihres Zelleibes (dem Abrundungsbestreben des halbflüssigen Plasmas), die Zugfestigkeit dagegen den Fasern zuzuschreiben ist; daß die Elastizität der letzteren keine funktionelle Beanspruchung erfährt, folgt aus ihrer deutlichen Schlängelung im „Ruhestadium" der Epithelien (Polowzow Kap. II B).

Wir müssen uns somit völlig mit M. Heidenhain einverstanden erklären, wenn er die von ihm geschilderten faserigen Strukturen als ein für statische und mechanische Beanspruchungen eingerichtetes Gerüstwerk erblickt, und für dieselben die Bezeichnung „Tonofibrille" vorschlägt.

Die schönsten faserigen Strukturen treten in Bestätigung dieser Auffassung in den Epithelien auf, deren ausschließlich mechanische Funktion wohl nicht angezweifelt werden kann: es sind die Epithelzellen der Epidermis der Säuger und des Menschen, wie sie nach den älteren Angaben Ranvier's, nach den neueren Untersuchungen von Kromayer, H. Rabl, Weidenreich u. A. geschildert werden.

Die eben durchgeführte Schilderung der faserigen Strukturen, welche in vollkommenster Ausbildung in den Epithelien auftreten, aber auch in vielen anderen Zellarten vertreten sind, wird wohl keine prinzipielle Meinungsverschiedenheit aufkommen lassen, bildet aber auch einen indirekten Beweis zugunsten der Deutung, welche von Bütschli und seinen Anhängern den verschiedenen Plasmastrukturen gegeben wird — wir sehen, wie überall echte Fasern als Befestigungs- und Immobilisationsorgane der Zellen auftreten und werden daher vollauf einsehen können, zu welch' unmöglichen Konsequenzen die Deutung des dichten plasmatischen Filzwerkes, wie es uns tatsächlich vielfach entgegentritt, als eines wirklichen Fadengewirrs führen müßte.

Es hieße andererseits den Tatsachen einen ganz unberechtigten Zwang auferlegen, wollte man die faserigen Differenzierungen als einzigen statischen Faktor der Zellen mit konstanter Körperform ansprechen; bei vielen Drüsenzellen müssen ja irgendwie bedeutende faserige Differenzierungen ihres Zelleibes als ausgeschlossen gelten; welche Vorrichtungen steuern nun in diesen Fällen der Abrundungstendenz der Zellen entgegen?

Es ist vor allem der Nachweis zu erbringen, daß die betreffenden Drüsenzellen überhaupt imstande sind, ihre Eigenform im losgelösten

Zustande beizubehalten. Direkte Angaben scheinen über diese Frage nicht vorzuliegen; der epitheliale Verband derselben weist jedoch eine Eigentümlichkeit auf, die wohl einzig und allein auf eine, vielleicht nur lokale Verdichtung der Seitenflächen der Zellen hindeutet: wie haben die regelmäßigen, in die Seitenflächen eingegrabenen Mulden im Auge, aus welchen die intercellulären Kanäle gebildet werden: wie es namentlich durch die sorgfältigen Untersuchungen von ZIMMERMANN festgestellt wurde, sind die zwischenzelligen Kanäle als Aussparungen in den freien Zellenoberflächen zu betrachten: die einzelnen Mulden, welche zur Formierung eines Kanals zusammentreffen, werden durch deutliche Kittleisten aneinandergekittet, welche auch die freien Oberflächen der Epithelzellen einnehmen. Die blinden Ausläufer der zwischenzelligen Kanäle endigen stets mit einer deutlichen Abrundung, an deren Kuppe die Kittleisten ineinandergehen resp. verschmelzen (Fig. 14).

Daß die zwischenzelligen Kanäle präformierte morphologisch konstante Differenzierungen der Zelloberflächen sind, wird wohl kaum angezweifelt werden dürfen: ihr Bestehen setzt aber eine nicht unbeträchtliche Zähigkeit der oberflächlichen Plasmaschicht voraus.

Es ist wohl anzunehmen, daß die hier vorzufindende Verdichtung des Ektoplasmas eine rein lokale Erscheinung ist und sich auf die übrige Oberfläche der meisten Drüsenzellen nicht erstreckt: die lokale Verdichtung läßt sich in exquisiter Weise namentlich in der Umgebung der Gallenkapillaren der Leberzellen nachweisen; die hyaline stark lichtbrechende Plasmaschicht um den Gallenkapillar herum steht in der Tat in einem ganz auffallenden Gegensatz zu dem locker vakuolär gebauten übrigen Zelleib der Leberzellen.[1])

Wenn man von diesen lokalen Differenzierungen absieht, so dürfte die Elastizität der Drüsenzellen wohl im allgemeinen sehr gering sein, was ja in Anbetracht stets wechselnder Druckverhältnisse je nach dem Funktionszustande als eine unerläßliche Bedingung angesehen werden dürfte.

Die Konsistenz der Drüsenzellen als Ganzes betrachtet, dürfte natürlich, in Anbetracht ihrer meistens deutlich alveolären oder granulären Struktur von demjenigen der undifferenzierten Zellen kaum abweichen.

Die statischen Beziehungen der granulären zu den alveolären Plasmastrukturen ergeben sich leicht aus der Betrachtung des Aufbaues des granulären Plasmas.

Wenn man von den Granulastrukturen im Sinne ALTMANN's absieht (vgl. Kap. IV), die ja am wenigsten die physikalischen Eigenschaften des Zelleibes als Ganzes beeinflussen dürften, so ist zunächst auf den Umstand zu achten, daß wir in sehr vielen Fällen völlig im unklaren bleiben, ob ein im Plasma vorhandenes „Mikrosom" tatsächlich einen Granulum- oder einen Vakuoleninhalt darstellt: ist letzteres der Fall (was für die Mehrzahl der größeren drüsigen Granula wohl zutreffen dürfte) so entspricht der Aufbau des Proto-

[1]) Die Beschaffenheit der cortikalen, den zwischenzelligen Gängen anliegenden Plasmaschichten bietet sehr weitgehende Analogien zur Verdichtung des Ektoplasmas mancher schwerfließender Amöben: bei Amoeba verrucosa bleiben z. B. Eindrücke von Algenfäden eine Zeitlang deutlich erhalten (RHUMBLER Fig. 15).

plasmas einer Emulsion, welche sich graduell durch Vergrößerung und festes Aneinanderfügen der Vakuolen zu einem wabigen Gefüge ausgestaltet.

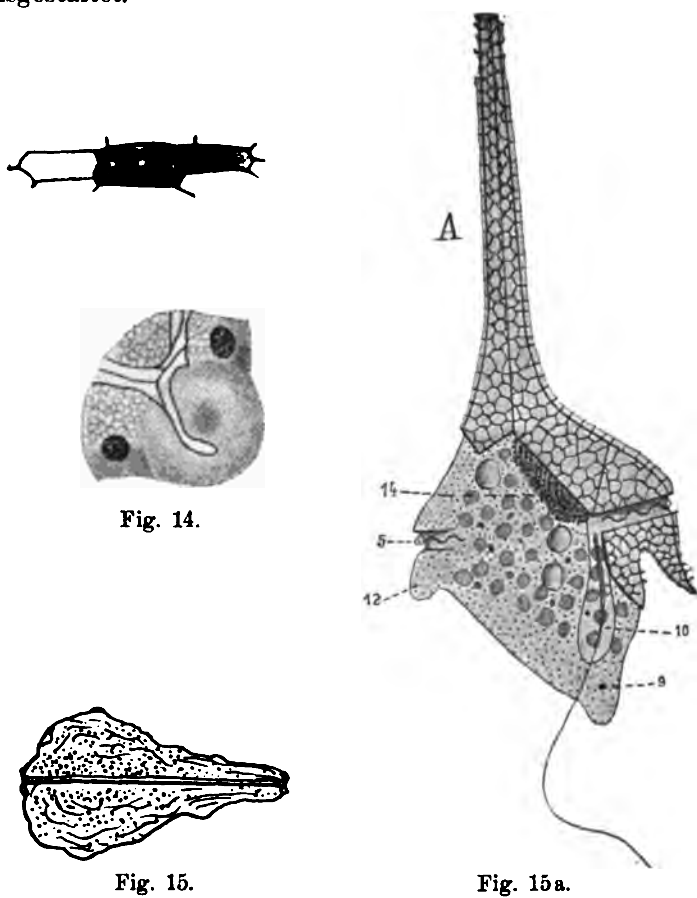


Fig. 14. Fig. 15. Fig. 15a.

Fig. 14. Zwischenzellige Sekretkapillaren mit Schlußleisten in den Fundusdrüsen des Menschen: die Wände der Kapillare sind muldenförmig in die Zelloberfläche eingegraben. (Nach ZIMMERMANN '98.)

Fig. 15. Amoeba verrucosa, welche im Begriffe war, einen Oscillariafaden umzufließen als ihr derselbe gewaltsam herausgerissen wurde; der rinnenförmige Eindruck der Oberfläche blieb nach langer Zeit bestehen. (Nach RHUMBLER '98.)

Fig. 15a. Ceratium hirundinella (Dinoflagelate). Ein aus der Teilung soeben hervorgegangenes Individuum; das nackte Protoplasma, ohne morphologisch differenziertes Ektoplasma weist typische Konfigurationen auf, die nur bei bedeutender Starrheit der Oberfläche des Plasmas denkbar sind. (Nach LAUTERBORN aus LANG '98.)

Handelt es sich dagegen um Anhäufung von festen Granula, so dürfen dieselben als Suspensionen im Protoplasma, die physikalischen Eigenschaften des letzteren ebensowenig beeinflussen, wie es etwa die dichtgefügten Dotterplättchen der dotterreichen Eier tun.[1])

---

[1]) Eine bequeme Methode, um ein Granulum von einer Vakuole zu unter-

Die dritte Art der mikrosomalen Einschlüsse — in den Wabenwänden selbst — fällt hier kaum in Betracht.

Die große, ja ausschlaggebende Wichtigkeit des fibrillären Gefüges oder wenigstens einzelner eingelagerter Fasern für die statischen Eigenschaften der Zellen, kommt wohl am prägnantesten bei Betrachtung der unendlich mannigfaltigen Formen der langgestreckten und verzweigten, wie Bindegewebs-, Muskel-, Nerven-, Sinneszellen zur Geltung.

Die fibrillären Differenzierungen dieser so sehr verschiedenen Zellarten beanspruchen selbstverständlich eine grundverschiedene physiologische und morphologische Dignität, da sie ja zum größten Teil, wie die Myofibrillen, Neurofibrillen, spezifischen Funktionen obliegen. In bezug auf die statischen Eigenschaften der betreffenden Zellen dürfte indessen sämtlichen fibrillären Differenzierungen die gleiche Bedeutung zukommen, indem einzig durch sie die reiche Verzweigung und lange, feine Ausläufer ermöglicht werden. Ein direkter Beweis für diesen Zusammenhang läßt sich freilich kaum erbringen, er wird aber durch die Ausnahmslosigkeit des Zusammentreffens einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen dürfen. Es wäre ja in der Tat à priori ebenso denkbar, daß die verzweigten Zellen die zum Aufrechthalten der Form nötige Konsistenz oder Kohäsion in der Totalität ihres Protoplasmas besäßen, welches dabei das indifferente Strukturstadium eines Rhizopoden beibehalten könnte. Wir kennen jedoch kein einziges Beispiel eines nicht fibrillär gebauten, spitz zulaufenden Zellfortsatzes.

Eine scheinbare Ausnahme dürften allerdings die reichverzweigten Pigmentzellen der Wirbeltiere und Wirbellosen machen; solange man sie für amöboid beweglich hielt, dürften sie allerdings in der hier behandelten Kategorie der Zellen keine Berücksichtigung finden; indem jedoch Solger und Zimmermann für die großen Pigmentzellen der Fischepidermis den Nachweis erbrachten, daß sie nicht amöboid sind, konnten sie gleichzeitig auch den fibrillären Bau der Fortsätze nachweisen.

Wenn wir nun versuchen, die Konsequenzen aus den vorausgegangenen Betrachtungen über die Beziehungen der faserigen oder fibrillären Strukturen zum Aufbau und namentlich zu den mechanischen Eigenschaften der Zellen zu ziehen, so wird es wohl unerläßlich sein, die von physikalischen Gesichtspunkten betonte Unmöglichkeit einer flüssigen Konsistenz der Fibrillen mit besonderem Nachdruck hervorzuheben; da ihre Konsistenz, namentlich ihre Zugfestigkeit aus rein physikalischen Gründen durchaus nicht unbedeutend sein muß, müssen sie in entsprechender dichter Anordnung zur Festigung des Zellgefüges, als Ganzes betrachtet, ganz wesentlich beitragen. Sind nun dagegen faserige Gebilde in der Grundsubstanz eingeschlossen und frei auslaufend, d. h. ohne Zusammenhang mit je zwei Zelloberflächen, so ist eine statische Funktion derselben selbstverständlich ausgeschlossen und ein prinzipieller Widerspruch zwischen dem Verhalten des ganzen Zelleibes als formlose, halbflüssige Masse und der Anwesenheit fibrillärer Differenzierungen durchaus nicht zu ersehen. Aehnliche Kombinationen treffen wir in sehr zahlreichen Fällen, wie z. B. den Leukocyten, den Eiern, in welchen mächtige Spermastrahlungen auftreten, schließlich auch in zahlreichen Drüsenzellen (vgl. Kap. IV).

Es bleibt jedoch durch diese Feststellungen die Frage noch unberührt, inwieweit

scheiden, gibt u. a. die vitale Färbung der Zellen. Färben sich die Einschlüsse homogen und wird durch die Fällung der Farbe eine Farbstoffkruste an der Oberfläche des kugeligen Einschlusses gebildet, so kann es sich wohl nur um flüssigen Inhalt der Vakuole handeln. Ein mehr oder weniger zähes Granulum bliebe selbstverständlich diffus gefärbt (vgl. Gurwitsch '02).

die eben aufgezählten Beispiele tatsächlich präexistenten faserigen (zylindrischen) Gebilden entsprechen und nicht vielmehr entweder als optischer Ausdruck von Wabenreihen oder, was vielleicht noch eher in Betracht kommen könnte, als fixierte und erstarrte feine Plasmaströme aufzufassen wären; es drängt sich namentlich letztere Annahme aus verschiedenen Gründen bei der Betrachtung der sog. Basalfilamente verschiedener Drüsenzellen auf (vgl. MATHEWS Kap. V).

Die fibrillären und faserigen Strukturen verschiedener Dicke und Dignität sind wohl die einzigen Elemente der tierischen Zellen, in welchen man mit Berechtigung für die mechanischen Eigenschaften der mit typischer Eigenform versehenen Zellen maßgebende Faktoren erblicken kann.[1] Diejenigen Bestandteile des Zellleibes, welche nach Abzug der fibrillären Strukturen in den Zellen nachweisbar sind, die „Interfilarmasse“ im weiteren Sinne des Wortes, lassen eine, irgendwie einheitliche Betrachtung namentlich von physikalischen Gesichtspunkten nicht zu. In den mit einem mächtigen fibrillären Apparat ausgerüsteten Zellen, wie es Bindegewebszellen, Muskelzellen, Nervenfasern sind, ist man gewohnt, von einer Grundsubstanz oder Interfibrillarsubstanz, Sarkoplasma, Axoplasma (Neuroplasma) zu sprechen, ohne des näheren auf ihre Eigenschaften einzugehen, was um so bedauerlicher erscheint, als ihre untergeordnete Bedeutung oder passive Rolle durchaus kein selbstverständliches Postulat ist.

Ob man die funktionellen Differenzierungen, wie Neurofibrillen, Myofibrillen, kollagene und elastische Fibrillen für echtes Protoplasma oder für „alloplasmatische“ (KÖLLIKER), „paraplasmatische“ (KUPFFER), „metaplasmatische“ (M. HEIDENHAIN) usw. Gebilde ansehen soll, ist eine Frage, die noch sehr weit von einer sachgemäßen Lösung ist, da vor allem die Fragestellung selbst an Deutlichkeit viel zu wünschen übrig läßt. Mißt man nun z. B. mit APÁTHY, HEIDENHAIN, GODLEWSKI u. A. den Myo- und Neurofibrillen die Fähigkeit des selbständigen Wachstums und namentlich Vermehrung und Reproduktion durch Spaltung bei, so ist ja überhaupt nicht sicher, inwieweit man der restierenden Grundsubstanz die Dignität von Protoplasma, d. h. einer allen an den Begriff des „Lebenden“ zu stellenden Ansprüchen genügender Substanz verleihen darf.

Wenn wir von diesen, von speziellen und stabilen Differenzierungen in Beschlag genommenen Zellarten absehen, und diejenigen Gewebszellen zum Teil auch frei lebende einzellige Organismen betrachten, bei denen stabile morphologische Differenzierungen eine nur untergeordnete, jedenfalls speziell statische Funktion besitzen, wie es namentlich in der überwiegenden Mehrzahl der verschiedenen Epithelarten der Fall ist, so erhellt ohne weiteres, daß der Begriff des physikalischen Zustandes der Zelle als Ganzes mit denjenigen ihrer Einzelbestandteile völlig inkongruent ist. Wenn das verdichtete Protoplasma an der Oberfläche der Epithelzellen, sei es in Form echter Membranen oder sog. Crustabildungen, Cuticulae usw. einerseits, der faserigen Stützgerüste andererseits, dem ganzen Zelleib eine gewisse Eigenform und Halt verleiht, so gilt für die eigentlichen funktionierenden Bestandteile, für die Hauptmasse des Cytoplasmas im allgemeinen dasselbe, was wir bei den als undifferenziert anzusprechenden Zellen angetroffen haben.

---

[1]) Wenn man von verschiedenen epi- und intercellulären Gebilden und Zellskeletten absieht (vgl. S. 21).

Es läßt sich sowohl für das sog. Endoplasma der Infusorien, wie für das eigentliche Cytoplasma zahlreicher Gewebszellen (welches somit u. U. in den Begriff der „Interfilarsubstanz" fällt), der Nachweis erbringen, daß sie sich wie Flüssigkeiten verhalten. Als erster und vornehmster Beweis wird wohl die immer wiederkehrende Tatsache aufzuführen sein, daß sämtliche nicht feste Einschlüsse, Vakuolen usw. stets von sphärischer Gestalt sind und u. U. zu mehreren ineinanderfließen, wie wir es namentlich an den Drüsenzellen zu beobachten Gelegenheit haben. Für Infusorien kann des weiteren auch der Vorgang der Neubildung der Nahrungsvakuolen, das Verhalten der kontraktilen Vakuolen und namentlich die Strömungserscheinungen des Endoplasmas, die sog. Cyklose, als Beweis der flüssigen Beschaffenheit mitherangezogen werden; letztere, d. h. die Cyklose, ist streng genommen für den flüssigen Zustand des Substrates viel beweisender als die Strömung des amöboiden Plasmas, da bei völlig unveränderten äußeren Konturen des Körpers der Ciliaten jede Möglichkeit einer Vortäuschung der Strömung durch Kontraktion der Oberfläche ausgeschlossen erscheint.

Es ist dagegen als ein völlig vergebliches Beginnen zu betrachten, ein allgemein gültiges Schema für den Aufbau und Struktur des nicht differenzierten Cytoplasmas sämtlicher in Betracht kommender Zellen mit typischer Körperform aufstellen zu wollen. Die an einer gegebenen Zellart gewonnenen Ergebnisse können keinen Anspruch auf Allgemeingiltigkeit erheben, da ja spezielle Lebensbedingungen und Erfordernisse der funktionellen Tätigkeit, ähnlich wie die übrigen Eigenschaften des Plasmas, auch seinen Aggregatzustand mächtig beeinflussen können: die, für die allgemeinen Bedürfnisse des Stoffwechsels gezogenen Schranken sind ihrerseits sehr weit, da, wie es die neueren Untersuchungen zeigten, sogar gelatinisierte Gemische die gleichen Diffusionsverhältnisse usw. wie echte Flüssigkeiten aufweisen.

Kapitel II.

Dynamik der Zelle.

Der spontane Formwechsel und die Bewegungsfähigkeit wurden vielfach als eine Lebensäußerung par excellence, d. h. eine der lebenden Substanz als etwas Ausschließliches zukommende Eigentümlichkeit angesehen. Wenn man die unendlich mannigfaltigen und trotzdem anscheinend planmäßigen Bewegungen einer Amöbe, eines Rhizopoden, mit dem ständigen Formwechsel der zahllosen Pseudopodien betrachtet, wenn man das lebhafte Schlagen der Flimmerhaare bewundert, so glaubt man tatsächlich die treffendste und sicherste Charakteristik des Lebens in der Bewegung erblicken zu können. Die Definition mag anscheinend auch insofern zutreffen, als ja bei niedersten Einzelligen die Bewegung und Formwechsel das einzige ist, was uns an Lebenserscheinungen zunächst entgegentritt. Die übrigen — stofflichen — Vorgänge und Veränderungen bleiben einer tieferen Analyse vorbehalten. Und doch können die spontane Beweglichkeit und Formwechsel insofern keinen berechtigten Anspruch auf die Bezeichnung als kardinale Lebenserscheinungen beanspruchen, als sie in viel ausgedehnterem Maße als die übrigen biologischen Prozesse auch in den nicht organisierten Körpern vorkommen; es läßt sich auch kein zweites Gebiet der Lebenserscheinungen der Zelle in so ausgedehntem Maße physikalisch-chemisch interpretieren, als es gerade für die mannigfachen Bewegungserscheinungen der Zellen geschehen ist. Wenn man noch weit davon entfernt ist, die Gesamtheit der Bewegungserscheinungen in physikalisch-chemische Probleme aufzulösen, so ist doch der spezifisch „vitale" Rest derselben namentlich durch die scharfsinnigen Methoden einer Reihe von Forschern aus den letzten Jahren um ein Bedeutendes zusammengeschrumpft.

Die Probleme, die der Erforschung der Bewegungserscheinungen des Lebenden entgegentreten, sind im wesentlichen zweierlei Art: insofern, als es sich um Beschreibung und Klassifikation der Gesamtheit der vorkommenden Bewegungen und Formwechsels und namentlich um den Vorgang des eigentlichen Bewegungsprozesses handelt, muß die Beantwortung und die Erklärung in letzter Instanz ein physikalisches oder richtiger, mechanisches Gewand annehmen. Eine Bewegung, in welchem Substrate sie auch ablaufen und welcher Art sie auch sein mag, ist und bleibt, wie Rhumbler mit Recht betont, ein mechanisches Problem — ist ja die Mechanik die reine Lehre der Bewegungen unter voller Abstraktion von den sonstigen Eigenschaften des Beweglichen. Nach Maßgabe unserer Kenntnisse über die physikalischen Eigenschaften der sich bewegenden Zelle oder ihrer Substanzen werden auch

rein physikalische Aufgaben unserer Erforschung entgegentreten. Ist einmal z. B. ein Bestandteil des Protoplasmas als Flüssigkeit erkannt, so unterliegen seine Bewegungserscheinungen selbstredend denen für die Flüssigkeiten geltenden Gesetzen usw.

Die Schwierigkeiten der physikalischen und mechanischen Analyse mehren sich jedoch um so mehr, als wir in den kleinsten der Bewegung befähigten Zellpartien und Zellsubstanzen in vielen Fällen spezifische Strukturen erkennen, welche ihr Einziehen unter Kategorienbegriffe der Physik, welche ja nur homogen beschaffene, feste, festweiche, gallertige, flüssige, gasförmige usw. Körper kennt, und für jede Kategorie spezielle Bewegungsgesetze aufstellt, unmöglich macht. Die uns nun entgegentretenden Probleme lassen sich somit am ehesten den kinematischen Erscheinungen der angewandten Mechanik, den Gesetzlichkeiten der Bewegungen von Systemen oder Maschinen anreihen.

Wir betreten dagegen ein ganz anderes, viel dunkleres Gebiet, wenn wir auf die Vorgänge eingehen, welche dem Auftreten der gegebenen Bewegungen als ihre unmittelbaren Ursachen vorangehen, mit anderen Worten die Energiearten zu erforschen suchen, durch deren Umwandlung die uns nur als endgültige Erscheinung entgegentretende Bewegungsenergie auftritt. Es ist ja einleuchtend, daß diese erste Phase des Geschehens in der lebenden Substanz einer ganz eigenartigen und völlig unabhängigen Untersuchung bedarf.

Als vornehmste Quelle der für die Bewegungen zu leistenden Arbeit wird im allgemeinen die chemische, durch Umsetzungen innerhalb der Zelle frei werdende Energie angesehen. Wenn man für die meisten Fälle diese Annahme durch Erfahrungen und theoretische Erwägungen als sichergestellt dahinnehmen kann, so bleibt ja ein Punkt der allergrößten Wichtigkeit noch unbeantwortet. und zwar der Umwandlungsweg der chemischen in mechanische Energie. In der anorganischen Welt kennen wir zwei Unwandlungsmöglichkeiten derselben. Es werden bei einer chemischen Zersetzung Wärme und elektrische Energie frei, beide können in Bewegungsenergie umgewandelt werden. Die Physik kennt dagegen, abgesehen von nur einem einzigen weiter zu besprechenden Fall der Oberflächenenergie keine direkte Umwandlung der bei einem chemischen Prozesse frei werdender Energie in Bewegung. Es liegt somit auch kein Grund und keine Berechtigung für eine Annahme eines derartigen Prozesses innerhalb einer Zelle vor und alle dahin zielenden Versuche, die Bewegungserscheinungen der lebenden Substanz, namentlich die am nackten Protoplasma wahrnehmbaren Formwandlungen auf direkte chemische Anziehungen aufzubauen (Verworn) sind aus diesen und auch anderen Gründen als unwahrscheinlich anzusehen. Dem theoretisch anzunehmenden Uebergang der chemischen Energie in Wärme innerhalb der Zelle, der Auffassung der letzteren als thermodynamische Maschine stellen sich andererseits, wie Fick auseinandersetzte, auch gewichtige Gründe entgegen (vgl. Kap. II B).

Wohl ist aber eine andere Möglichkeit gegeben, bei welcher als direkte Folge eines chemischen Prozesses Gestaltänderungen und die damit einhergehenden Bewegungserscheinungen denkbar sind und tatsächlich auftreten. Die für eine gegebene Lösung geltende Kapillaritätskonstante, somit der, die Oberflächenspannung, und folglich auch die Konfiguration der Oberfläche der betreffenden Flüssigkeit bestimmende Faktor ist eine Funktion der Konzentration der betreffenden Lösung, d. h. der Anzahl der Moleküle in der Volumeneinheit. Findet nun bei chemischen Umsetzungen eine Zu- resp. Abnahme der Molekülenzahl statt, so wird auch die Oberflächenspannung geändert, sind die betreffenden Prozesse in mannigfacher Weise lokalisiert, so werden auch entsprechend geartete Formänderungen der Oberfläche resp. des ganzen flüssigen Körpers stattfinden.

Wir werden uns nun zu überzeugen haben, inwiefern die hier kurz skizzierten Möglichkeiten in der Struktur, Beschaffenheit der Zellen gegeben sind, und in welchem Umfange es der Forschung bisher gelungen ist, die beiden, im obigen aufgestellten Problemengruppen auf physikalische und chemische Faktoren zurückzuführen.

Es wird somit unsere erste Aufgabe sein, die uns in den Lebewesen, in der lebenden Substanz entgegentretenden Bewegungsarten und ihr morphologisches Substrat zu schildern.

Die Analyse der Bewegungserscheinungen läßt sich wie keine zweite auf biologischem Gebiete ihrem Wesen nach auf das celluläre Prinzip, als elementares Geschehen zurückführen. Die Bewegungsorgane der höheren Organismen — die Muskeln — lassen sich ja in der Tat in ihrer vollen Totalität als eine Summation einer größeren Anzahl gleichwertiger autonomer Einheiten, der Muskelzellen oder Muskelfasern auflösen, die Bewegungserscheinungen oder Formänderungen der letzteren ihrerseits im vollen Maße an einem einzelnen Individuum studieren.

Wenn wir, was sich ja für unseren Zweck als notwendig ergibt, auch die ein-

zelligen Organismen in unsere Betrachtung mit hineinziehen, so läßt sich die Totalität der motorischen Erscheinungen in zwei große Gruppen einteilen: diejenigen, welche mit einem Formwechsel, und diejenigen, welche mit einem Ortswechsel der betreffenden Zellen einhergehn. Wie scharf diese Trennung auf den ersten Blick auch vorkommen mag, so läßt sie sich doch nur dann mit aller Sicherheit durchführen, wenn man bei der Ortsbewegung mittels spezieller eigener differenzierter Organe (Wimpern, Membranellen etc.) von den Formveränderungen der letzteren absieht. Es bliebe dann als Aufgabe sui generis die Schilderung der die Richtung des Ortswechsels bestimmender Ursachen, der sog. Tropismen und Taxien übrig, deren Besprechung ein besonderes Kapitel gewidmet wird.

Wenn wir uns somit vorläufig auf die Besprechung der Formänderungen der Zellen beschränken, so lassen sich dieselben ihrerseits in zwei Gruppen einteilen, je nachdem die Fähigkeit des aktiven Formwechsels dem Zelleibe in seiner Totalität zukommt oder auf spezielle Bewegungsorgane übertragen wird.

In die erste Gruppe fallen alle Erscheinungen der sog. amöboiden Bewegungen, in die zweite vorwiegend die Leistungen spezieller kontraktiler Gebilde, der Muskelfasern.

A. Apolare [1]) Bewegung des Protoplasmas.

Plasmaströmung.

Die einfachste Form der Plasmabewegung ist in den sog. Plasmaströmungen gegeben, wie dieselben so häufig in den pflanzlichen Zellen, aber auch bei vielen Protozoen, Amöben und Infusorien sich beobachten lassen. Die Strömungserscheinungen lassen sich sowohl an der Grundmasse des Protoplasmas als Ganzes, wie auch an den in demselben suspendierten kleinen Partikeln, Mikrosomen, Chromatophoren, Nahrungsvakuolen usw. erkennen. Das wichtigste und allgemeinste Charakteristikum dieser Bewegungsweise des Protoplasmas ist wohl der von einer gegebenen Zellart unter gleichbleibenden Bedingungen allgemein eingehaltene Typus, Richtung und sogar Tempo der Strömung — dies gilt allerdings nur für Zellen mit konstanten Konturen — wie es die Infusorien unter den tierischen Objekten, die mit einer Zellulosewand versehenen pflanzlichen Zellen sind.

Die Plasmaströmung der Infusorien nimmt im allgemeinen den Typus einer langsamen, regelmäßigen Zirkulation (Cyklose) an, welche das gesamte Endoplasma samt seinen Einschlüssen, in einem gewissen, wenn auch viel geringerem Grade auch die Kerne mitreißt und von dem Cytostoma zur Cytopyge gerichtet ist. Bei einigen Infusorien mit komplizierteren Verdauungsprozessen, wie z. B. Carchesium, schlägt die Cyklose einen ganz bestimmten, ziemlich komplizierten Weg ein (Greenwood). Die bei manchen Infusorien, z. B. bei Paramaecium bursaria besonders energische Cyklose wird in etwa 1—3 Minuten vollzogen (Lang).

Die Plasmaströmungen der pflanzlichen Zellen müssen wohl eine ganz besondere biologische Wichtigkeit beanspruchen, da sie bald in stärkerer, bald in schwächerer Ausbildung ziemlich allgemein nachweisbar sind. Von besonderem Interesse ist auch hier das Einhalten eines gegebenen Typus und gewöhnlich auch der Richtung. Man unterscheidet als Haupttypen die sog. Rotation, die Zirkulation des

---

[1]) Unter dieser Bezeichnung möchte ich die Gesamtheit der Arten des nicht eindeutig gerichteten Formwechsels des Plasmas subsumieren und denselben die „polare" entgegensetzen.

Plasmas, denen noch eine eigentümliche flutende, unregelmäßige Strömung angeschlossen wird. Letztere ist namentlich im Mycel verschiedener Pilzarten zu beobachten: der lebhafte Strom fließt ungehindert von einer Zelle zur andern, tritt von einem Fadensystem durch vermittelnde Anastomosen in ein anderes über, schlägt bald acropetale, bald basipetale Richtung ein und kann in günstigen Fällen wohl durch zwanzig und mehr Fäden verfolgt werden (Ternenz). Die Untersuchungen des letztgenannten Autors haben es sehr wahrscheinlich zu machen gewußt, daß die Ursache dieser Art Plasmabewegung in den Turgorschwankungen zu suchen ist, und daß Strömung direkt als ein Ausgleich des verschieden hohen Turgors in den einzelnen Zellen eines Fadens, resp. Fadensystems erfolgt.

Viel verwickelter als die einfachen Plasmaströmungen sind die Erscheinungen der Zirkulation und namentlich der Rotation des Plasmas, wie sie namentlich in den Staubhaaren vieler Blüten (Tradescantia, Cucurbita) und namentlich in den Zellen der Chara zur Beobachtung kommen und in eingehender Weise schon von den älteren Autoren, namentlich von Nägeli geschildert wurden.

Die Zirkulationsbewegung besteht in einer steten Verschiebung und Formwechsel der den Plasmakörper der vakuolisierten Pflanzenzellen ausmachenden, zuweilen recht komplizierten Plasmastränge; es finden gröbere Dislokationen der Plasmamassen statt, Verschmelzung der einzelnen parallel verlaufenden Plasmazüge, Hineinwandern von größeren Plasmamassen in einen dünnen Plasmastrang usw.[1])

Der Ortswechsel des Kernes ist dabei, wenn überhaupt wahrnehmbar, ein recht langsamer.

Der Rotationstypus des Plasmas wird namentlich in den Zellen mit einem wandständigen Primordialschlauch und einer das ganze Zellinnere ausfüllenden großen Vakuole beobachtet; besonders günstige Objekte scheinen die Charazellen (Höhrmann) zu sein. Der ganze Plasmaschlauch befindet sich in diesen Fällen in einer lebhaften einfachen, oder schwach spiraligen rotierenden Bewegung, wobei, wie auch zu erwarten, die wandständige Schicht in ihrer Geschwindigkeit relativ zu den der Vakuole nahen centralen Teilen zurückbleibt.

Ein ganz allgemeines Vorkommnis der zwei letztgenannten Plasmaströmungsarten ist die Eigenbewegung der zahlreichen in die Plasmalamellen eingeschlossenen Körnchen, Mikrosomen, Physoden usw. Diese Glitschbewegung (Nägeli 1855) wurde sowohl bei Pflanzenströmungen als bei amöboider Bewegung im allgemeinen, namentlich an den Filipodien der Rhizopoden in eingehender Weise von M. Schultze geschildert. Die schnell hingleitenden Körnchen können sich einander überholen, in umgekehrter Richtung gegeneinander wandern, in ihrer Bewegung stecken bleiben, umkehren usw. (vgl. auch die ausführliche Schilderung von Bütschli, Crato, M. Heidenhain). Außer den mikrosomalen Elementen, welche nach Crato's Auffassung als Flüssigkeitströpfchen (Physoden) anzusehen sind, wurden von letzterem Autor und von M. Heidenhain kleine, kurze, stark lichtbrechende Fädchen beobachtet, welche sich bewegen und krümmen und dann auch verschwinden können.

Es ist nun für unsere Vorstellungen von dem Zustandekommen

[1]) Vgl. die Schilderung von Naegeli und Schwendener, Kühne u. A., neuerdings von M. Heidenhain.

und den Mechanismus der Plasmaströmungen von größter Wichtigkeit, daß eine deutlich wabige Struktur des strömenden Plasmas nicht nur von BÜTSCHLI und CRATO, sondern sogar von M. HEIDENHAIN, dem konsequentesten Vertreter der fadigen Struktur des amöboiden Plasmas mit aller Sicherheit nachgewiesen wurde; ebenso einwandsfrei scheint auch der Nachweis zu sein, daß die zuweilen so deutlich

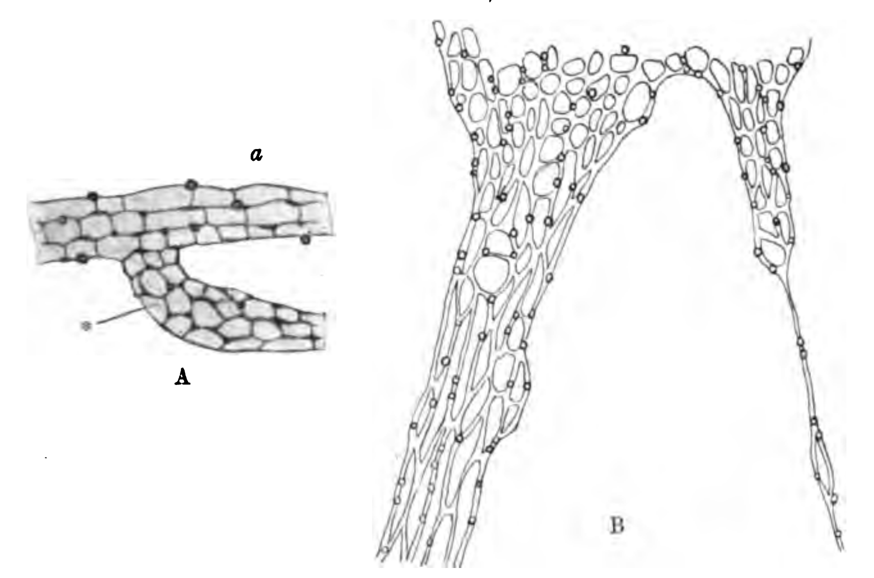


Fig. 16. Pflanzliches Protoplasma in Strömung (Zirkulationswegung) begriffen: in *a* — im strömenden Plasmastrang die Wabenreihen Fibrillen vortäuschend, bei * stockt die Strömung.
A Aus den Haarzellen von Malva sp. (nach BÜTSCHLI '92).
B Urtica pilulifera (zahlreiche Physoden) (nach CRATO '95).

auftretenden „Fibrillen oder Fasern“ innerhalb des strömenden Plasmas nichts anderes als längsgedehnte Wabenreihen darstellen und ebenso schnell wieder vergehen können, wie sie entstanden sind (Fig. 16). Es wurde außerdem von BÜTSCHLI und CRATO der ganz sichere Nachweis erbracht, daß sämtliche im Plasma vorkommende, namentlich der „Eigenbewegung“ fähige Einschlüsse (Mikrosomen, Physoden) stets innerhalb der Wabenlamellen liegen, von der Substanz derselben eingeschlossen erscheinen; es ist somit die Glitschbewegung stets eine Gleitbewegung innerhalb der Flüssigkeitslamellen.

Letztere Beobachtung d. h. das Gleiten der mikrosomalen Einschlüsse innerhalb der Flüssigkeitslamellen bringt auch eine von QUINKE und BÜTSCHLI vertretene ungezwungene, rein physikalische Erklärung der so auffallenden „Glitschbewegung“ mit sich: „Die an der Grenze des zähen Plasmas und des flüssigen Zellsaftes befindlichen Körnchen bewegen sich vermutlich aus derselben Ursache, aus welcher Kampherstückchen auf einer Wasserfläche fortwährend hin und her wandern: die Körnchen erzeugen fortdauernd in ihrer Umgebung eine Aenderung der Oberflächenspannung auf der Grenzfläche beider Flüssigkeiten, die jedoch, da sie sehr rasch vorübergeht und sehr schwach ist, nur wenig in die Tiefe reicht und daher eigentliche Strömungen des Plasmas nicht hervorruft“ (BÜTSCHLI 92 S. 206).

Amöboide Bewegung.

Die Bezeichnung „amöboide" Bewegung rührt von den niedersten Repräsentanten der Protozoen, den Amöben, an welchen die betreffenden Erscheinungen in besonders klarer Weise entgegentreten. Wie die weiteren Untersuchungen erwiesen, bleibt jedoch die Fähigkeit, durch amöboide Fortsätze, d. h. Pseudopodien die Körperform aktiv zu ändern, durchaus nicht auf Amöben und andere Protisten beschränkt, kommt vielmehr auch sehr zahlreichen Zellen der Metazoen zu; in besonders ausgedehntem Maße wurden die amöboiden Bewegungen bei den Leukocyten beobachtet und studiert. Wieweit die amöboide Bewegung auch Metazoenzellen in festem Verband zukommt ist eine vorläufig nur wenig untersuchte, geschweige denn erledigte Frage; es erscheint ja gar nicht ausgeschlossen, vielmehr wahrscheinlich, ja in vielen Fällen bereits sicher, daß die freien Zelloberflächen verschiedener Zellen im epithelialen Verbande im hohen Grade zu dieser Art der Formänderung, welche in manchen Fällen für ihre Funktion wohl unerläßlich sein wird, befähigt sind.

Die amöboide Bewegung in ihrer ursprünglichen Form — die Pseudopodienbildung der Amöben und Rhizopoden — wurde in ausführlicher Weise bereits durch Max Schultze in den 60er Jahren in der neueren Zeit namentlich durch Bertold, Bütschli, Verworn, Rhumbler Jensen u. A. geschildert. Wenn wir zunächst von einem ideellen Ruhestadium einer einfachen Amöbe ausgehen, so ist ihr Körper von annähernd sphärischer Gestalt. In dem Bau und Aussehen des keine weiteren Differenzierungen aufweisenden Protoplasmas sind zwei Schichten oder Zonen wahrnehmbar, — das mehr opake, nicht homogene Endoplasma und das hyaline Ektoplasma. Die relative Breite der beiden Zonen scheint sowohl nach Maßgabe des physiologischen Zustandes, wie auch der betreffenden Species zu schwanken (Fig. 17).

Das Endoplasma ist in ihrem Charakter und Beschaffenheit hauptsächlich durch die zahlreichen, verschiedenartigen Einschlüsse charakterisiert. Es sind in erster Linie größere und kleinere sphärische Granula, von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen, Färbbarkeit und höchstwahrscheinlich auch chemischer Zusammensetzung. Diese Mikrosomen sind gewöhnlich so dicht gehäuft, daß die eigentliche, zwischen denselben vorhandene Grundsubstanz, das Hyaloplasma sehr zurücktritt und ihre tatsächliche Anwesenheit mehr erschlossen als direkt nachgewiesen werden kann.

An „Organoiden" besitzt die Amöbe einen, zuweilen auch mehrere Kerne, und sog. Vakuolen. Die Vakuolen sind sphärische mit flüssigen oder festen Inhalt gefüllte Räume, welche ihrer Beschaffenheit nach als Nahrungsvakuolen, kontraktile Vakuolen etc. unterschieden werden. Die genauere Beschreibung dieser Gebilde, wie des näheren stofflichen Aufbaues des Endoplasmas ist die Aufgabe späterer Schilderung.

Das Ektoplasma ist in erster Linie durch seine hyaline Beschaffenheit gekennzeichnet. Bei näherer Untersuchung ergibt sich, daß die Substanz des Ektoplasmas mit der hyalinen Grundsubstanz des ganzen Zelleibes identisch ist, und daß das ihr eigentümliche Aussehen eben durch das Fehlen an korpuskulären mikrosomalen Einschlüssen bedingt ist.

Es ist schon seit längerer Zeit durch die Untersuchungen von Bütschli, Engelmann, Pénard, Gruber, F. E. Schulze u. A. fest-

gestellt, daß das Ektoplasma des Amöbenkörpers keine dauernd strukturierte Organoidschicht des Amöbenkörpers darstellt, daß vielmehr im Laufe der Formwandlungen des Amöbenkörpers, durch Auspressen der Mikrosomen in das Zellinnere, das Hyaloplasma an der Zelloberfläche als mehr oder weniger scharf begrenzte Oberflächenschicht bestehen bleibt. Das an die Oberfläche gelangende neue Ektoplasma erlangt die Fähigkeit sich der mikrosomalen Einschlüsse zu entledigen in der Hauptsache durch einen eigentümlichen Verdichtungsvorgang bei Berührung mit der Außenwelt, welcher namentlich von Gruber une Rhumbler in überzeugender Weise nachgewiesen wurde (vgl. auch S. 5).

Ueber die intimere Struktur des amöboiden Protoplasmas und namentlich der Pseudopodien liegen nähere Angaben namentlich von Bütschli vor; eine deutliche, am lebenden Objekte zu beobachtende netzige Struktur, welche als optischer Ausdruck einer wabigen Beschaffenheit des Plasmas zu betrachten ist, läßt sich an dem austretenden Plasma der beschalten Rhizopodien (Gromia Dujardini) nachweisen (Fig. 18 S. 40).

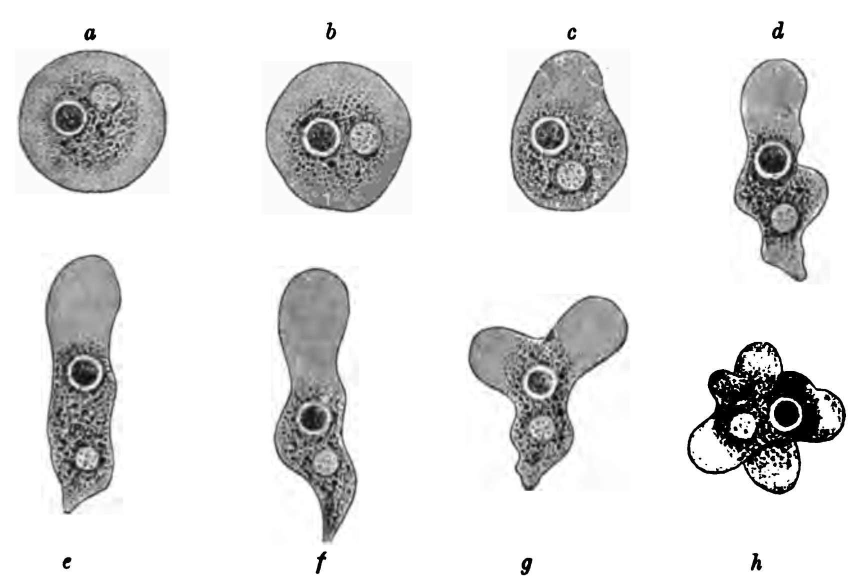


Fig. 17. Amoeba limax bei verschiedenen Temperaturen.
a, *b*, *c* Abkugelung und Erstarrung im unbeweglichen Zustande bei 40°, *d*, *e*, *f*, *h* lebhaftes Fließen bei 25° C, langsames bei 3° C (*g*, *h*).
(Nach Verworn '97.)

Die aus der Plasmaanhäufung auslaufenden Pseudopodien, sind nach den übereinstimmenden Angaben der älteren (M. Schultze) und neueren Autoren (Bütschli, Rhumbler, Verworn u. A.) völlig homogen und glasartig; es läßt sich jedoch nach Bütschli der sichere Beweis erbringen, daß die strukturlose Plasmamasse ganz direkt aus der fasrig-maschigen hervorgeht; mit besonderer Deutlichkeit tritt dieses gegenseitige Verhältnis bei der Rückbildung des hyalinen Plasmas in ein maschiges während der Rückziehung der Pseudopodien hervor. Dieser Vorgang beginnt stets damit, daß das Pseudopodium plötzlich welk und schlaff wird

und sich wellig schlängelt (vgl. auch LAUTERBORN Fig. 20 A). Das wellig gewordene Pseudopodium erhält zuerst ein körniges Aussehen; indem es sich immer mehr zurückzieht, wird seine netzige Beschaffenheit immer deutlicher. Die netzige, wabige Struktur der dicken oder schwimmhautartigen Pseudopodien der Perforaten (Milioliden usw.) treten nach BÜTSCHLI am lebenden Objekte mit außerordentlicher Schärfe hervor (Fig. 18 d). Dasselbe gilt nach BÜTSCHLI auch für das Protoplasma resp. die Pseudopodien vieler Amöben, z. B. der Amoeba radiosa. Nach den älteren Angaben von ENGELMANN lassen viele feine Pseudopodien undeutliche Längsfaserung erkennen, was von dem Autor mit der angeblich durchgehenden faserigen Beschaffenheit der kontraktilen Gebilde in Beziehung gesetzt wurde; das faserige Aussehen vieler Pseudopodien im lebenden und fixierten Zustande wurde auch von BÜTSCHLI und SCHAUDINN bestätigt, jedoch in übereinstimmender Weise als der optische Ausdruck einer Längsdehnung und reihenförmiger Anordnung der Waben des Plasmagerüstes aufgefaßt.

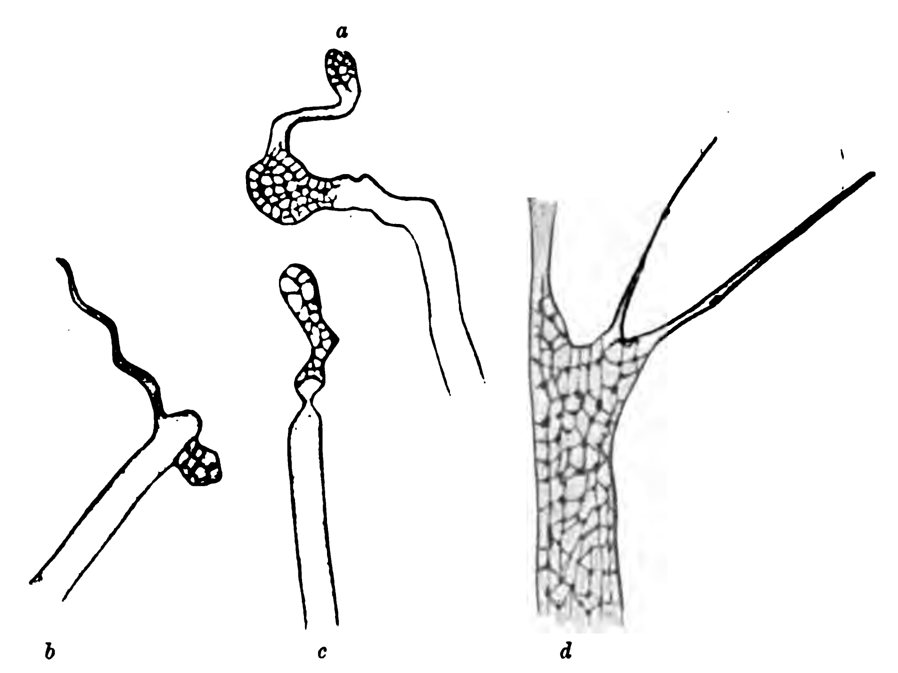


Fig. 18. Pseudopodien von Gromia DUJARDINI.
(*a*, *b*, *c*) in Rückziehung begriffen — an einigen Stellen erscheint die wabige Struktur wieder.
d Pseudopodium einer lebenden Rotaline. (Nach BÜTSCHLI '92.)

In entschiedenem Widerspruch mit dieser Auffassung der intimen Struktur der Pseudopodien und des Aufbaues des amöboiden Protoplasmas, stehen die Angaben von GREEF und KLEMENCIEWICZ, welche einen exquisit faserigen Bau des Amöbenleibes nachgewiesen haben wollen. Besonders ersterer Autor schildert in ausführlicher Weise die bündelförmig in dichten Massen in dem Ektoplasma der Erdamöben angehäuften „kontraktilen“ Fibrillen; dieselben sollen allerdings erst bei Fixierung mit Osmiumsäure zum Vorschein kommen,

am lebenden Plasma nicht wahrnehmbar sein. Es dürfte wohl zutreffend sein, wenn BÜTSCHLI und SCHAUDINN diese faserigen, angeblich fibrillären Stukturen, als Ausdruck längsgedehnter Waben erklären (vgl. S. 36 u. Fig. 16).

Es wären an dieser Stelle auch die wichtigen Schilderungen SCHAUDINN's an mehreren Amöbenarten und namentlich auch an Malariaplasmodien zu erwähnen: bei sämtlichen Objekten werden deutliche wabige Strukturen auch intra vitam beobachtet.

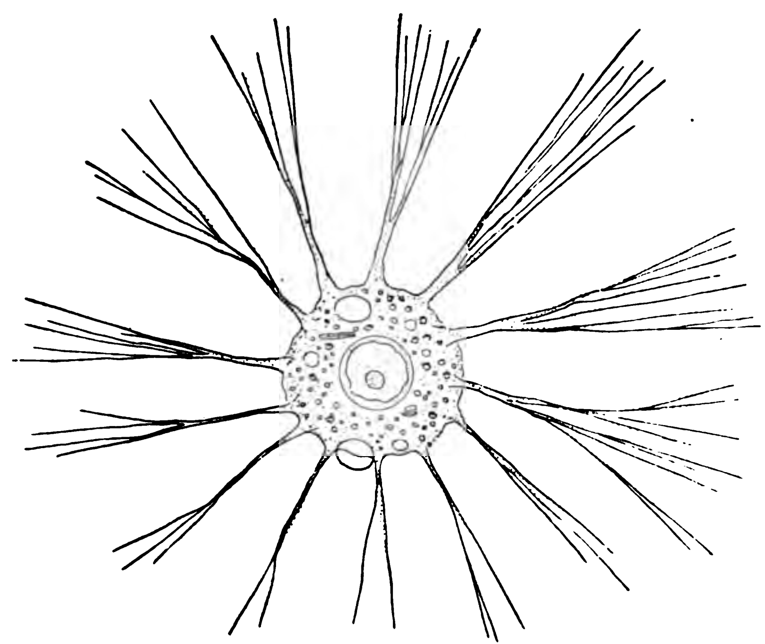


Fig. 19. Actinocoma ramosa (ein den Heliozoen oder Rhizopoden nahestehender Organismus). Die langen, reich verzweigten Pseudopodien besitzen im Gegensatz zu den ähnlichen der Heliozoen keine Achsenstäbe. (Nach PÉNARD '903).

Bei näherer Betrachtung der Morphologie der verschiedenen Pseudopodienarten und ihrer Bildungsweise ergeben sich sehr tiefgehende Unterschiede zwischen den beiden Arten — den Lobosa und den Retikulosa. Erstere — worwiegend nackte Amöben, senden eine geringe Anzahl breiter, lappenförmiger, bis fingerförmiger, stumpfer Pseudopodien, welche im wesentlichen aus dem zähen und hyalinen Ektoplasma ohne granuläre Einschlüsse bestehen, und an ihrer Oberfläche keinerlei Mikrosomenwanderung aufweisen; es findet auch nie eine Verschmelzung oder Anastomosenbildung zwischen den einzelnen Lobopodien statt. Die Lobopodien, welche im allgemeinen für jede Spezies in ihrer Konfiguration mehr oder weniger typisch erscheinen, können in Bezug auf die Gesamtgröße des Individuums derartige Dimensionen annehmen, daß die ganze Amöbe wie ein einziges, fortkriechendes Pseudopodium aussieht.

Im schroffen Gegensatze zu den Lobopodien stehen die amöboiden Fortsätze — die Filipodien der beschalten Rhizopoden, wie sie in klassischer Weise bereits von MAX SCHULTZE geschildert wurden.

Es reihen sich ihnen, die ungemein reichen und unzählichen

Filipodienbüschel der Radiolarien, welche zuweilen riesige Dimensionen von mehreren Millimetern erreichen (vgl. besonders VERWORN, JENSEN u. A.). Als Hauptcharakteristikum der Filipodien muß abgesehen von ihrer außerordentlichen Feinheit und Länge die reiche, stets wechselnde Anastomosen- und Netzbildung (Retikulosa) angesehen werden. Es scheinen denselben, im Gegensatz zu den Lobopodien in keinem Falle zahlreiche, feine mikrosomale Einschlüsse abzugehen, welche an der Oberfläche der freien Plasmafäden zerstreut, ungemein wechselreiche Hin- und Herbewegungen, teilweise durch den Plasmastrom mitgeführt, teilweise als selbstänge Gleitbewegungen ausführen. Ein weiteres, wichtiges Charakteristikum der Filipodien, welches die Kluft zwischen ihnen und den Lobopodien noch tiefer macht, ist die größere Zähigkeit ihres axialen Teiles, welche zuweilen (s. u.) zu wahren stabartigen Differenzierungen eines Achsenfadens führen kann. Die Außenschicht derselben mit ihren mikrosomalen Einschlüssen ist dagegen im Gegensatze zu den Lobopodien von mehr flüssiger Natur.

Fig. 20 A.

Fig. 20. A. Paulinella chromatophora. Lange, dünne, zugespitzte Pseudopodien (Filipodien). Die mittlere wird unter schlängelnder Bewegung zurückgezogen.
2. Pulsierende Vakuole.
3. Chromatophoren.
4. Kern.
(Aus zwei Figuren von LAUTERBORN '95, nach LANG '901.)

Diese durchgehenden Unterschiede der Lobopodien und Filipodien, welche allerdings nicht ganz ohne Uebergangstypen dastehen (vgl. LAUTERBORN und PÉNARD Fig. 20)[1], setzen, wie leicht einzusehen, auch tiefgreifende Verschiedenheiten in ihrer Entstehungsweise, folglich auch in ihrer Betrachtung und theoretischen Erklärung voraus. Soviel Aufklärung uns durch die neueren Forschungen über den Mechanismus der Entstehung der Lobopodien zu teil wurde, so ratlos stehen wir noch vorderhand vor dem Rätsel der Filipodienbildung da.

Das erste Auftreten eines Lobopodiums, somit die erste Aenderung der Körpergestalt eines bis dahin kugeligen Amöbenkörpers äußerst sich in der Regel durch Auftreten einer kleinen, anfangs mehr oder weniger flachen kuppenförmigen Vortreibung des Hyalo-

[1]) Eine Kombination von Lobopodien und Pseudopodien wurde auch von SCHAUDINN geschildert '93 (Myxotheca arenilega).

plasmas an einer beliebigen Stelle der Körperoberfläche. Wenn man die Bewegungen der mikrosomalen Einschlüsse des Endoplasmas beobachtet, so nimmt man ein massenhaftes Einströmen derselben gegen die Vorwölbung des Protoplasmas wahr. An die Kuppe des Pseudopods angelangt, biegen die Ströme der Mikrosomen um, bilden eine sog. Fontäne (RHUMBLER) um sich in das Zellinnere zu begeben und durch das an der Oberfläche verbleibende Hyaloplasma, welches nunmehr zum Cortikalplasma wird, dem Wachstum des Pseudopodiums beizutragen. Es findet somit das Wachstum des Pseudopodiums durch

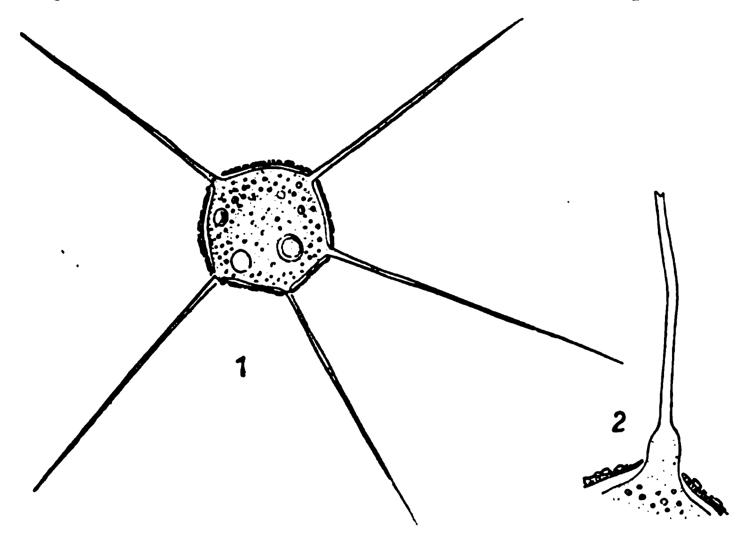


Fig. 20 B.

Fig. 20. B. Artodiscus saltans.
1. Das ganze Tier.
2. Basis eines Pseudopods bei stärkerer Vergrößerung (nach PÉNARD '903).

Neubildung des Cortikalplasmas auf Kosten des Innenplasmas statt. Es ist nun selbstverständlich und wurde in besonders eingehender Weise von RHUMBLER hervorgehoben, daß eine Kompensation dieses Vorganges, d. h. ein umgekehrter Vorgang, eine Rückverwandlung des Ektoplasmas in das Endoplasma gleichzeitig stattfinden muß. Es wird sich dabei um das Hineinsenken von Ektoplasmapartien, wahrscheinlich unter gleichzeitiger Verflüssigung, in das Zellinnere handeln. Die betreffenden Prozesse lassen sich mit genügender Deutlichkeit an mehreren Amöbenarten direkt verfolgen (FR. E. SCHULZE, SCHAUDINN, RHUMBLER).

Damit ein wirksames und energisches Vorfließen des Protoplasmas beim Wachstumsvorgange eines Lobopodiums zu Stande kommt, muß selbstverständlich der Rückfluß des vorgeströmten Endoplasmas nach der fontänenartigen Umbiegung viel weniger ausgiebig, als der Zufluß im Axialstrom sein, was auch durch das schnellere Zäherwerden der ektoplasmatischen Schichten des Lobopodiums im allgemeinen der Fall ist (BÜTSCHLI), wenn auch zuweilen die Rückströmung so lebhaft ist, daß es zur echten Wirbelbildung kommen kann (RHUMBLER). Beim gleichzeitigen Aussenden mehrerer Lobopodien laufen innerhalb des Amöbenkörpers gleichzeitig und voneinander unabhängig mehrere Axialströme resp. Polfontänen ab.

Eine eigentümliche Art der Pseudopodienbildung wurde von RHUMBLER an einigen Amöbenarten, namentlich an der A. radiata und an einer von ihm entdeckten

A. limicola geschildert: durch plötzliche gewaltige Eruption gelangt eine größere Menge der Körnchen und dünnflüssiges Endoplasma wie ein Bruchsack durch die zerrissene zähe ektoplasmatische Schicht an die Oberfläche. Indem das vorgeflossene Endoplasma mit Wasser längere Zeit in Berührung bleibt, überzieht es sich allmählich mit einer ektoplasmatischen Verdichtungsschicht; die Rißränder des früheren Ektoplasmas, welche nunmehr dem Kontakt mit dem Außenmedium entzogen werden, unterliegen ihrerseits einer völligen Verflüssigung. (Fig. 21.)

Das Aussehen, d. h. Dicke, Länge, Anzahl und sonstiger Habitus der Pseudopodienfortsätze ist im allgemeinen für die betreffende Organismusspezies höchst typisch und unter gleichbleibenden äußeren Verhältnissen als unwandelbar zu betrachten. Die typische Form der Pseudopodien ist sogar in vielen Fällen das einzig mögliche Prinzip der Klassifikation der nahestehenden Amöbenarten, wie z. B. aus den Namen Amoeba verrucosa, lobosa, radiata etc. sich ergibt. Es darf wohl als feststehend angenommen werden, daß die Verschiedenheit der Pseudopodiengestalt und ihre Konstanz bei einzelnen Spezies wohl hauptsächlich auf die verschiedene Beschaffenheit d. h. Zähigkeit des Ektoplasmas zurückgeführt werden muß. In besonders schöner Weise wurde dies durch den Versuch von Verworn bestätigt, welchem es gelang, die typisch breiten lappenförmigen Fortsätze der Amoeba limax in die strahlenförmigen Pseudopodien der Amoeba radiata durch schwache Alkalinität des Wassers umzuwandeln. Auf die nähere Erklärung dieser Erscheinungen sowie des Mechanismus der amöboiden Bewegung in ihrer ursprünglichsten Form gehen wir im nächsten Kapitel ein.

Wenn man das Charakteristische der amöboiden Bewegungen in ihrer im obigen geschilderten ursprünglichen Form bei Amöben und Rhizopoden aus der Mannigfaltigkeit der Formen und Erscheinungen herauszuschälen versucht, so kann man wohl sagen, daß die Art und Gestalt der hier auftretenden Formänderungen im allgemeinen durch eine unbegrenzte, allseitige, völlig atypische Verschiebbarkeit und Ortswechsel der einzelnen Zellabschnitte und der elementarsten morphologischen Bestandteile des Zelleibes gekennzeichnet sind, daß somit der Charakter des Geschehens jede Art eines bestimmten architektonischen Gefüges des Zelleibes als Ganzen direkt ausschließt oder unmöglich macht. Wir können wohl die Struktur des Zellmaterials, d. h. des Zellplasmas uns auch so kompliziert vorstellen, oder sogar manche Struktureigentümlichkeiten direkt wahrnehmen oder erschließen, das Individuum, die Amöbe als Ganzes betrachtet, ist und bleibt jedoch ein Klumpen dieser auch so fein gebaut zu denkenden Substanz — des Protoplasmas. Eine Organisation zweiter Ordnung, ein architektonisches Gefüge zweiten Grades, differenzierte Organe oder Organellen erscheinen vielmehr bei den Amöben, Rhizopoden, Myxomyceten etc. ausgeschlossen.

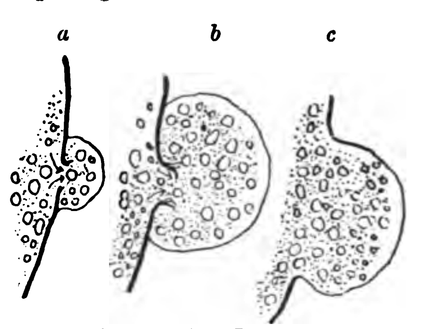


Fig. 21. Ein eruptives Pseudopodium von Amoeba blattae lagert sich über das frühere Ektoplasma, welches sich allmählich löst und in das Neugebildete kontinuierlich übergeht. (Nach Rhumbler '98.)

Es ergibt sich schon daraus die Möglichkeit, ja eigentlich die logische Notwendigkeit, die Bewegungserscheinungen und den Formwechsel der Amöben und amöbenartigen Protozoen der „Plasmodromen“ nach Doflein's treffendem Ausdruck, in einem sehr hohen Maße als Funktion der Eigenschaften ihres Protoplasmas als einer mit bestimmten Aggregatcharakteren und Struktureigentümlichkeiten ausgerüsteten einheitlichen Substanz abzuleiten.

Der Charakter der uns hier entgegentretenden Probleme ist etwa derart, daß uns das Studium des Verhaltens eines beliebigen Stückes dieses Protoplasmas einen erschöpfenden Aufschluß über die motorischen Erscheinungen beim ganzen Indivi-

duum zu geben imstande sind, daß somit das Problem der amöboiden Bewegung in ihrer ursprünglichen Form noch nicht so untrennbar an den Begriff einer die Einheit eines Individuums ausmachenden Struktur, wie es in den weiteren uns beschäftigenden Fällen hervortritt, geknüpft erscheint.[1])

Die Analyse der Bewegungserscheinungen der Amöben hat auch tatsächlich und mit Erfolg einen rein physikalisch-chemischen Weg, im Gegensatze zu dem für die meisten anderen analogen Problemen notwendigen „kinematischen" (S. 34) Weg eingeschlagen.

Eine wesentlich andere Erscheinungsform des amöboiden Gestalwechsels tritt uns bei zahlreichen Protozoenarten, wie die Helizoa und Radiolaria, entgegen. Die Pseudopodien dieser Organismen bieten nun in ihrer Beschaffenheit und Struktur einen bestimmten typischen Bau, welcher dieselben wirklichen Organellen näher stellt.

Die sog. Axopodien der Helizoen u. A. besitzen in ihrer Achse einen relativ festen, elastischen Stab, welcher allerdings nirgends frei zur Oberfläche ragt und einen kontinuierlichen Plasmaüberzug besitzt. Die Achsenfäden wurden zum erstenmal von M. Schultze 1861 am Actinophaerium Eichhorni beobachtet. Der homogene, etwas dunklere Faden zieht sich nicht nur durch das ganze Pseusopodium, sondern auch in die Scheidewände der Vakuolen des Ektosarkes eingesenkt, bis zur Grenze des Entosarkes. An die äußere Grenze des Entosarkes angelangt, endigen die Achsenfäden mit kugelförmig abgestumpften Enden (Greeff).

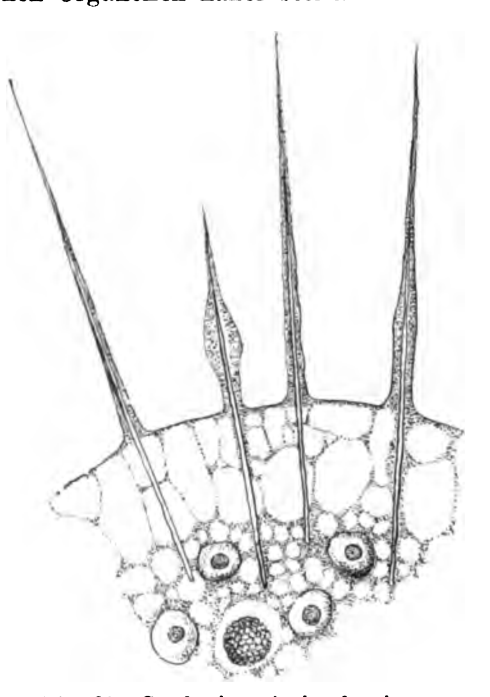


Fig. 22. Stück eines Actinophaerium Eichhornii. (Nach Bütschli '89.)

Was die Achsenfäden einiger anderer Helizoen betrifft, so wurde für Acanthocystis, Raphidiophrys und Actinolophus schon von F. E. Schulze und R. Hertwig nachgewiesen, daß dieselben in einem sog. Centralkorn, einem im Centrum des Körpers gelegenen, sich lebhaft färbenden Körper zusammentreffen (Fig. 23). Ein prinzipiell ähnliches Verhalten, wenn auch kein nachweisbares Zusammentreffen in einem Centralkörper weisen einige Radiolarien, z. B. Acanthometra auf.

Sehr interessant sind die Verhältnisse bei dem, den Heliozoen nahestehenden von Schaudinn entdeckten Camptonema nutans. Die langen, strahlenförmigen Pseudopodien desselben sind ziemlich unregelmäßig in der Körperoberfläche verteilt und sowohl radiär, als auch schräg und tangential zur selben gestellt. In der Achse des

[1]) In der Tat, wie sich aus den interessanten Versuchen Hofer's, Verworn's u. A. ergab, sind zwei Teilhälften der Amoeba proteus in unbeschränktem Maße bewegungsfähig. Das kernhaltige Stück bleibt dauernd am Leben, das kernlose geht innerhalb 8—10 Tagen zugrunde. Vgl. auch Verworn, Jensen u. A.

Pseudopodiums befindet sich ein stark lichtbrechender Faden (Fig. 24). Die Pseudopodien sind befähigt langsame Bewegungen auszuführen, und zwar beschreiben sie den Mantel eines Kegels, d. h. sie bleiben in ihrer ganzen Länge gerade gestreckt und biegen um an ihrer Basis. Außer dieser Bewegung zeigen aber die Pseudopodien bei Berührung mit Fremdkörpern eine Erscheinung des Umbiegens oder Umknickens. Der Achsenfaden läßt sich nur bis zur Knickungsstelle deutlich erkennen, während der distale geknickte Teil nur aus dem hyalinen Hüllpasma besteht. Die Streckung geht im Gegensatz zur Knickung sehr langsam vor sich; hierbei wird im distalen Teile des Pseudopodiums allmählich der Achsenfaden wieder deutlich, es ließ sich jedoch nicht sicher sagen, ob er einfach vorgestreckt wurde oder sich neu bildete. Jeder Achsenstrahl läßt sich nun zu je einem Kern verfolgen, auf welchem er sich mit einer breiten Kuppe befestigt (Fig. 24 A). Der Umstand, daß die Kernkappen oft unregelmäßige Gestalt aufweisen und mit Buckeln und Ausbuchtungen versehen sind, spricht dafür, daß sie aus im Leben zähflüssiger Substanz bestehen.

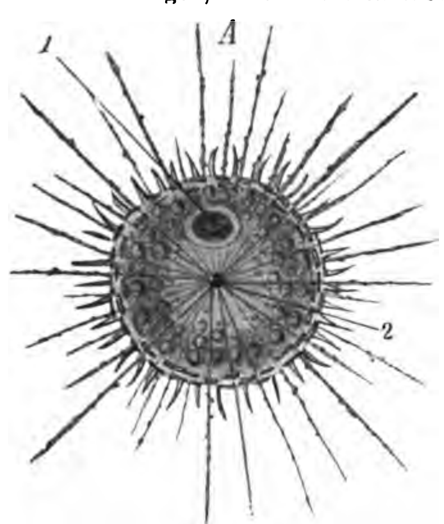


Fig. 23. Acanthocystis aculeata. (Nach SCHAUDINN aus LANG '901.)

Die nähere Natur der Achsenfäden ist noch nicht genügend erforscht. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die Achsenfäden tatsächlich eine Art elastischer Stützorgane für die relativ starren Pseudopodien bilden, sie können aber trotzdem mit echten Skelettgebilden nicht verglichen werden. Nach der Schilderung von BRANDT sollen dieselben aus organischer Substanz bestehen, welche sich bei dem Hervorstrecken eines Pseudopodiums aus dem sich erhebenden Protoplasma des

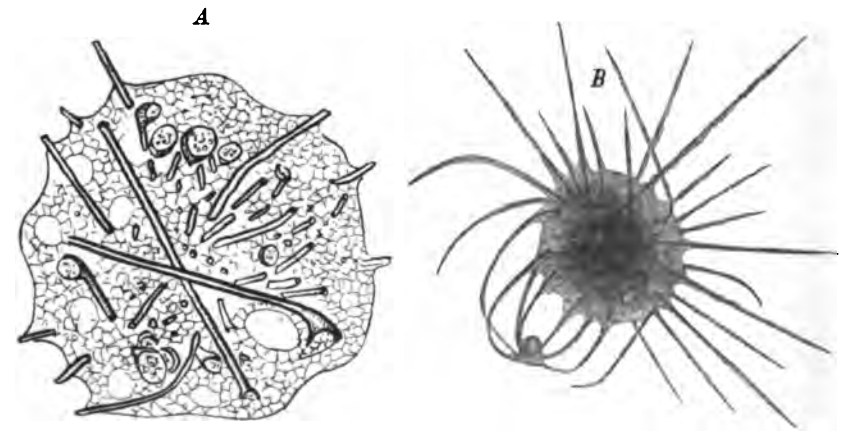


Fig. 24. Camptonema nutans.
A Schnitt durch das Tier.
B Lebendes Tier, eine Alge fangend.
(Nach SCHAUDINN '99, *B* aus LANG '901.)

Ektosarkes differenziert oder ausscheidet. Es soll sich dabei ein ziemlich breiter, kegelförmiger Protoplasmafortsatz als Anlage des Pseudopodiums erheben, in dessen Achse sich allmählich die erste Spur des Achsenfadens als feines, nadelartiges Gebilde zeigt. Bei der Zurückziehung des Pseudopodiums soll sich der Achsenfaden völlig rückbilden, d. h. im Körperplasma auflösen; dies geschieht jedenfalls bei völliger

Rückbildung der Pseudopodien vor Beginn der Encystierung; ob es sich aber in gewöhnlichen Fällen nicht um eine Zurückziehung des Achsenfadens ohne Auflösung handelt, blieb nach den älteren Untersuchungen dahingestellt. Nach BRANDTS genauen Untersuchungen kommt dem Ektosark eine besondere Lösungsfähigkeit für die Achsenfäden zu: die erst kürzlich gebildeten Fäden sollen eine große Lösungsfähigkeit, die älteren eine nur geringe besitzen. Im jugendlichen Zustande sollen die Achsenfäden auch miteinander verschmelzen können, was für eine noch flüssige oder doch plastische Beschaffenheit derselben sprechen soll. Es ließ sich aber auch andererseits eine partielle oder vollständige Kontraktion derselben nachweisen.

Die neueren Angaben von SCHAUDINN, scheinen für eine viel größere Persistenz der Achsenfäden, wenigstens in einigen Fällen, zu sprechen. Noch interessanter sind die Bilder von SCHAUDINN, welche sich auf die mit einem Centralkorn versehenen Heliozoen, Acanthocystis aculeata, Actinophrys sol, beziehen. Bei der Rückbildung der Pseudopodien im Beginn der Mitose übernehmen die Achsenfäden die Rolle der achromatischen Substanz der karyokinetischen Figur, das Centralkorn — funktioniert als echtes Centrosoma.

Bei Actinophrys ist in besonders prägnanter Weise die scharfe Differenzierung und die weitgehende Selbständigkeit und Permanenz der Achsenfäden, zugleich auch ihre Elastizität durch ihr Zurückschnellen und Schlängelung beim Einziehen der Pseudopodien angedeutet.

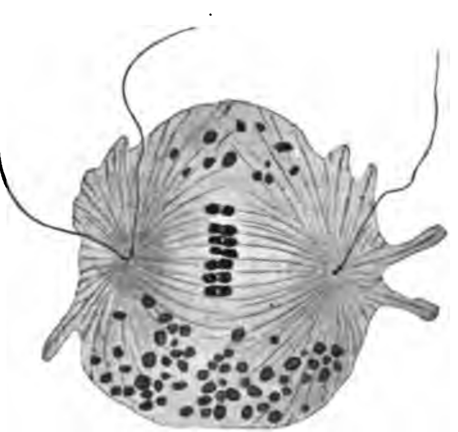


Fig. 25. Spermatocyt von Pyeris crategi (Lepidoptere). Die Fasern der Polstrahlungen verlaufen axial in den Pseudopodien. (Nach MEVES '901.)

Wie schon aus der Zusammenstellung dieser wenigen mitgeteilten Tatsachen und namentlich aus dem Verhalten der Achsenfäden bei der Karyokinese hervorgeht, sind die Achsenfäden in nächste Beziehung, sowohl ihrem morphologischen, als auch physiologischen Charakter nach, mit den sog. achromatischen Fäden, Mitom etc. der Metazoenzellen zu bringen. Es kommt noch unter anderen Momenten ihr Verhalten den Farbstoffen gegenüber, namentlich dem Eisenhämotoxylin hinzu, für welchen sie eine ganz ausgesprochene Elektivität besitzen. Es wird somit angezeigt sein, auf ihr Wesen in mehr erschöpfender Weise bei der Schilderung achromatischer Strukturen der Metazoenzellen zu verweisen; an dieser Stelle soll es genügen, auf ein analoges Verhalten der Mitomfäden in den Pseudopodien einiger Spermatocyten hinzuweisen. (Fig. 25.)

Die Befunde, der Axopodien sind von Wichtigkeit für unsere Vorstellungen von dem Mechanismus des aktiven Formwechsels des Protoplasmas und der dabei tätigen Momente. So lange, als man sich an die Lobopodien, Filipodien und sonstigen Formwechsel der Amöben und Rhizopoden hält, merkt man nichts von speziellen „Bewegungsstrukturen“ oder „Bewegungsorganen“. Das Plasmaklümpchen, welches den Körper einer Amöbe bildet, vermag in allen seinen Teilen, je nach Umständen, seine Form zu wechseln und längere und kürzere Fortsätze auszusenden.

Es ist höchst wahrscheinlich, und wird im weiteren des näheren erörtert, daß die nächste Ursache des Formwechsels einer Amöbe in der Hauptsache nicht in den sich im Körperinnern abspielenden Bewegungsprozessen, sondern vielmehr in ihren Beziehungen zum um-

gebenden Medium zu suchen ist. Der Umsatz der betreffenden stofflichen Vorgänge des Protoplasmas in Bewegungserscheinungen findet erst an der Körperoberfläche der Amöbe statt und beruht höchstwahrscheinlich auf veränderten Verhältnissen der Oberflächenspannung. Das Auftreten der Axopodien setzt einen ganz anders gearteten Mechanismus voraus. In den Fällen, wo die Achsenfäden anscheinend spurlos im Körperplasma eingeschmolzen werden können (Heliozoen etc.), muß gleichzeitig mit dem Aussenden des Axopodiums auch die Differenzierung des Achsenfadens vor sich gehen; es ist nun sehr fraglich, ob das Hervortreten der Axopodien auch in diesem Fall so wahllos von einem beliebigen Punkt der Körperoberfläche vor sich gehen könne, ob mit anderen Worten das bestimmende Moment für das Hervortreten eines Axopodiums in der Beschaffenheit der Körperoberfläche zu suchen ist. Wenn die betreffenden Vorgänge bei Actinosphaerium und anderen Heliozoen noch einer näheren Untersuchung bedürfen, so sprechen ja die oben geschilderten Befunde von Schaudinn an Camptonema nutans entschieden gegen die letztere Eventualität. Dem Entsenden und Hervorwachsen eines Axopodiums bei Camptonema geht ja, wie wir bereits gesehen haben, eine Formation eines typischen, stets von den Kernen, somit von ganz bestimmten Bezirken des Plasmas ausgehenden, relativ resistenten, geformten Achsenstabes voraus. Es sind somit innere, gestaltende Vorgänge für die Bildung des Axopodiums maßgebend, Vorgänge, welche ganz unabhängig von der physikalisch-chemischen Beschaffenheit eines gegebenen Bezirkes der Körperoberfläche sein müssen; daß wir es hier mit einem ganz anders gearteten Mechanismus, somit auch mit anderen Strukturverhältnissen des Plasmas zu tun haben, als wir dieselben bei Amöben vorfanden, erhellt aus diesen Erwägungen ohne weiteres.

Wenn wir nun unsere Uebersicht der verschiedenen Formen amöboider Bewegung fortsetzen, so sind es vor allem die Leukocyten, welche unsere Aufmerksamkeit im besonders hohen Maße verdienen. Die Morphologie der amöboiden Bewegung derselben wurde bis jetzt allerdings viel weniger gepflegt, als diejenige der Amöben — um so interessanter sind dagegen die Ergebnisse der zahlreichen Forschungen über den Bau der Leukocyten: es kommen daselbst Verhältnisse zum Vorschein, welche von Wichtigkeit für die Theorie und die einheitliche Auffassung des Wesens der amöboiden Bewegungen werden sollen, wenn sie auch bislang in diesem Sinne nicht genügend gewürdigt wurden.

Die Entdeckung der amöboiden Beweglichkeit der Leukocyten ist den Pathologen zu verdanken. Durch die klassischen Untersuchungen von v. Recklinghausen, Conheim, Metschnikoff u. A. wurde ihre eminente Migrationsfähigkeit erwiesen: bei den großen Wiederständen, welche diese „Wanderzellen" auf ihrem Wege durch Kapillarwände (Diapedese) und verschiedene Gewebe zu überwinden haben, verstehen sie es, ihre Form in der ausgiebigsten Weise den gegebenen engen Spalten und Lücken anzupassen und auch neue Wege im Gewebe zu bahnen: der Formwechsel der Leukocyten ist somit ein sehr ausgiebiger und steht demjenigen der Amöben keinesfalls nach. Ein schönes Bild einer ähnlichen hochgradigen Einschnürung und Längsdehnung bietet z. B. Fig. 8b nach Heidenhain — ein Salamanderleukocyt auf seiner Wanderung durch die Darmwand, (vgl. Klemencewicz (Fig. 8d)).

Der Formwechsel der Leukocyten im freien Milieu scheint ein weniger ausgiebiger zu sein, eine irgendwie bedeutende Streckung des Körpers scheint dabei nicht vorzukommen.

Die Bildung und Beschaffenheit der Pseudopodien wird im allgemeinen als diejenige der Amöbe — etwa der Lobosa — ähnlich geschildert.

Nach LAWDOWSKY's Schilderung erscheint der sich bildende Fortsatz anfänglich als heller Tropfen an der Oberfläche des Körperchens. Es dringen bald in denselben aus der Nachbarschaft Körnchen ein und zwar vereinzelt oder in größeren Mengen und mit großer Schnelligkeit, wie durch den Druck des übrigen Körperteils hineingetrieben. Den gleichen Vorgang beobachtet man bei gleichzeitiger Bildung mehrerer Fortsätze oder eines größeren homogenen Saumes. Die wachsenden Fortsätze fließen zusammen zu einem größeren gemeinsamen Fortsatz, die Körnermenge nimmt stetig zu, während der Rest des Leukocyten stetig an Umfang abnimmt und nur noch die Größe eines Fortsatzes besitzt, welcher schließlich ebenfalls eingezogen wird. Häufig sieht man Körnchenströme zu entgegengesetzten Fortsätzen aneinander vorbeiziehen, der eine oder andere Strom ändert auch plötzlich seine Richtung. Wenn ein Leukocyt um ein anderes Objekt herumzieht, entsteht ein lebhafter Körnchenstrom in gleicher Richtung auf der Seite der Zelle, welche die Biegung macht, d. i. dem anderen Körper zugekehrt ist, während auf der entgegengesetzten Seite völlige Ruhe herrscht oder eine entgegengesetzte Stromrichtung sich wahrnehmbar macht. Selbst in kleinsten Fortsätzen können zu beiden Seiten entgegengesetzte Stromesrichtungen wahrnehmbar sein. Nach LAWDOWSKY's Auffassung sind die geschilderten Bewegungen der Körnchen rein passiv und bringen gewissermaßen nur die Kontraktionen der eigentlich aktiven homogenen Masse, in welcher sie suspendiert sind, zum Ausdruck.

Die feingranulierten Leukocyten einiger Amphibien (Frosch, Axolotl) und Warmblüter (Mensch) bilden nach LAWDOWSKY lange und dünne Fortsätze. Bei beginnender Bewegung sind die Fortsätze auch hier kurz, allmählich werden sie immer länger und dünner. Es ist von Interesse, daß beim Axolotl von LAWDOWSKY Fortsätze beobachtet wurden, welche mehrere mikroskopische Sehfelder (Immersionssystem) einnahmen, während der centrale Teil, in welchem der Kern lag, einen höchst unbedeutenden Umfang hatte.

Wir sehen aus der angeführten Schilderung, daß die Aehnlichkeit der amöboiden Bewegungen bei Leukocyten und Amöben eine ganz frappante ist; als solche wurde sie auch bis jetzt stets erkannt und geschildert.

Desto auffallender und merkwürdiger sind die weitgehenden und durchgreifenden Unterschiede im Aufbau und Architektur beider Organismen. Die vergleichende Untersuchung beider führt uns zu zwei Alternativen: glauben wir uns berechtigt, aus den uns vorliegenden Strukturverhältnissen, den Mechanismus der amöboiden Bewegung rein spekulativ abzuleiten, wie es vielfach geschehen ist, so müssen wir auf die einheitliche Auffassung des Formwechsels beider Organismen verzichten; die morphologischen Unterschiede sind ja in der Tat zu weitgehend, um eine Aehnlichkeit der Funktion noch irgendwie zu ermöglichen. Versuchen wir es dagegen, aus der Beobachtung der Bewegung lebender Objekte, und damit verknüpfter experimenteller Beeinflussung derselben, den Charakter, Ursachen und Mechanismus des amöboiden Formwechsels in objektiver Weise zu schildern, so werden wir notwendigerweise, wie sich aus der weiteren Schilderung ergeben wird, zu ganz neuen Vorstellungen über das Wesen einer, im Leukocytenleib mit solcher Prägnanz auftretenden Struktur gedrängt: diese Struktur ist die Sphäre, oder das Centrosom mit seiner mächtigen Strahlung, seinen „organischen Radien“ nach HEIDENHAIN's Nomen-

klatur. Es wird sicher eine gewisse Ueberwindung kosten, diesem wundervollen Apparate jede aktive Beteiligung an den motorischen Funktionen, oder wenigstens an dem äußeren Formwechsel des Zelleibes abzusprechen.

Eine genauere Analyse der einzelnen Faktoren und Möglichkeiten wird aber, unseres Erachtens, eine sichere Entscheidung gegen die, an die „organischen Radien" geknüpften Theorien und Spekulationen herbeiführen.

Es ist FLEMMING's und HERMANN's großes Verdienst, zuerst in ruhenden Leukocyten des Salamanders einen sog. Centralkörper (Centrosom) mit einer deutlichen Strahlung nachgewiesen zu haben. Ganz abgesehen von der Wichtigkeit eines ähnlichen Nachweises in einer ruhenden Zelle, sollte FLEMMING's Entdeckung auch in mancher anderen Hinsicht von weittragender Bedeutung werden. Die Strahlung, welche in den FLEMMING'schen Präparaten noch wenig zum Vorschein kam, wurde etwas später durch M. HEIDENHAIN in schöner, klarer, beinahe schematischer Ausbildung gefunden und mehrfach abgebildet (Fig. 8).

Als direkte Folge der gesetzmäßigen Centrierung des Leukocytenkörpers wurde von den meisten Autoren (FLEMMING, HEIDENHAIN, neuerdings KLEMENCIEWICZ) der Begriff der Zellenachse desselben aufgestellt. Die Gleichgewichtslage des Leukocytenkörpers soll, dieser Ansicht gemäß, durch eine gewisse gegenseitige Lagerung des Kernes und des Mikrocentrums zueinander und zum Zellencentrum, zum Ausdruck kommen: Das Mikrocentrum, das Centrum der Zelle und der Mittelpunkt des Kernes müssen in der Gleichgewichtslage auf einer geraden — der Zellenachse — liegen. Das Mikrocentrum soll außerdem dem Zellcentrum zustreben. Durch dieses Streben des Mikrocentrums gegen die Zellmitte, welches seinerseits durch die weiter unten zu erläuternden Spannungsverhältnisse der organischen Radien bedingt wird, wird der Zellkern notwendigerweise zur Zellperipherie gedrängt, was ja auch als Norm im Leukocytenleibe erscheint.

Indem M. HEIDENHAIN von der Kontraktilität des Mitoms als von einer gegebenen Tatsache ausgeht, kommt er zu einer „allgemeinen Voraussetzung", ohne welche die zweckmäßige Ausnutzung der durch Kontraktion der Zellenfäden gelieferten Kräfte in keinem Falle denkbar ist.

Die protoplasmatischen Zellenfäden befinden sich nach HEIDENHAIN, gerade so wie der lebende Muskel, jederzeit in einem Zustande elastischer Spannung. Um eine geordnete Aktion der Zellenfäden zu ermöglichen, muß diesen ein Widerhalt an der protoplasmatischen Grenzschicht der Zellen geboten werden. Es muß somit eine gewisse Zellspannung, ein cellulärer Ueberdruck herrschen. Dieser intracelluläre Druck wäre demnach auf die Spannung der Plasmafäden zurückzuführen. Als fernere, für die Erklärung verschiedener Tatsachen notwendige Annahme, wird von HEIDENHAIN sein Prinzip „der Identität und der Spannung der organischen Radien" eingeführt: „alle organischen Radien haben die gleiche absolute Länge". Wird ein Radius oder Radiengruppe gedehnt, so nimmt auch entsprechend seine Spannung, somit auch sein Streben zur ursprünglichen Länge zurückzukehren zu.

Wenn wir zunächst diejenige Seite der HEIDENHAIN'schen Befunde und Deutungen berücksichtigen, welche Beziehungen zum amöboiden

---

[1]) Die Einzelheiten des Centrosomas werden an anderer Stelle besprochen.

[2]) In etwas abweichender Weise wurden die Centierungsverhältnisse der Leukocyten in neuerer Zeit von KLEMENCIEWICZ geschildert: der Centralkörper soll bei der Kugelform des Leukocyten (Salamander) nahezu polar gelagert sein. Von dem Centralkörper strahlen die Meridionalfasern aus. Die dicken, sowohl als die dünnen Fasern verlaufen von dem Pole gegen den Aequator der Zelle — daselbst angelangt, gehen dieselben unter Verzweigung und Gabelung in die Grenzschicht über. (Fig. 8c.)

Formwechsel aufzuweisen vermögen, so muß betont werden, daß hier eine empfindliche Lücke in den vorliegenden Erörterungen vorliegt. Dem Zuge der Zeit folgend, haben die meisten Autoren ihr Hauptaugenmerk auf die karyokinetischen Erscheinungen verlegt und auch die organischen Radien vorwiegend in ihrer präsumptiven Bedeutung für dieselben, erörtert. Ueber die Beziehung derselben zur amöboiden Bewegung der Leukocyten finden wir bei Heidenhain nur eine Aeußerung mehr apodiktischen Charakters, die aber auch von Hermann und neuerdings von Klemenciewicz aufgenommen wurde: „Die Leukocyten sind amöboid beweglich und diese Fähigkeit der Eigenbewegung kann nur an die Filarmasse gebunden sein. Nun treten die nicht centrierten Fäden der Quantität nach völlig zurück, während die Radiärfäden in Unmasse vorhanden und außerordentlich dicht gelagert sind: also müssen diese letzteren größtenteils für amöboide Bewegung der Leukocyten verantwortlich gemacht werden".

Obwohl somit der Mechanismus der amöboiden Bewegung vermittels der organischen Radien auch von seinem Urheber nicht weiter ausgebaut wurde, muß man, wenn auch von einer gegnerischen Ansicht zur oben zitierten Aufstellung ausgehend, derselben eine weitgehende Aufmerksamkeit schenken; wird ja sowohl von Heidenhain, wie von zahlreichen anderen Autoren der Centrierung des Plasmas und seiner Beherrschung durch die organischen Radien die allergrößte Bedeutung beigemessen: daß man diesem Strahlenapparat unter allen Bedingungen eine Bedeutung für das Zellenleben zuerkennen muß, kann ja tatsächlich nicht bestritten werden.

Gehen wir zunächst von der, von den meisten Autoren vertretenen Annahme aus, die Radien wären kontraktile Gebilde, vergleichbar den Muskelfibrillen; eine aktive Leistung derselben bestände demnach in einer Verkürzung, eine Längenzunahme der Radien wäre somit auf eine Dehnung derselben durch irgend einen Zug, und auf eine entsprechende Spannungszunahme derselben zurückzuführen. Wenn wir von dieser Annahme ausgehend, uns das Ausstrecken eines Pseudopodiums von einer, im Ruhestadium kugelig zu denkenden Zellenoberfläche denken, so liegt nur die eine Möglichkeit vor: durch Verkürzung, d. h. Kontraktion einer bestimmten Radiengruppe, z. B. eines Kegelmantels wird ein Druck auf das Zellinnere ausgeübt; diesem Drucke muß nun ein gewisser Bezirk der Oberfläche weichen, resp. sich vorwölben, es entsteht mit anderen Worten ein Pseudopodium. Die Erklärung scheint ganz plausibel und einwandsfrei zu sein und kann sich u. a. auf eine völlige Analogie mit den entsprechenden Vorgängen an den Muskelzellen stützen, wo ja auch, infolge der Kontraktion der Längsachse, die Querachse entsprechend an Größe zunimmt. Voraussetzung ist in beiden Fällen die Inkompressibilität des Zelleibes, welche ja mit Notwendigkeit aus der flüssigen oder halbflüssigen Beschaffenheit des Protoplasmas folgt, und für den Muskel direkt nachgewiesen werden kann.

Nun ist aber zu bedenken, daß jede Zunahme des Druckes innerhalb des flüssigen Mediums, nach allen Richtungen gleichmäßig zum Ausdruck kommt und überall normal zur Oberfläche gerichtet ist: da ja andererseits, unserer Annahme gemäß, die Ausgangsform der Leukocyten eine Kugel, somit ein völlig symmetrischer Körper ist, so muß der von der kontrahierten Fasergruppe ausgeübte Druck sich gleichmäßig auf die gesamte Zelloberfläche verteilen; eine Prädilek-

tionsstelle derselben, welche dem größeren Drucke weichend sich vorwiegend von den anderen Bezirken vorgewölbt hätte, könnte somit keinesfalls durch irgendwelche topographische Beziehungen zum kontrahierten Bezirke geschaffen werden. Wenn sich somit ein bestimmter Bezirk an der Körperoberfläche und nicht ein beliebiger anderer vorwölbt, so müssen stoffliche oder strukturelle Differenzen innerhalb der Zelle, oder was wahrscheinlicher ist, an ihrer Oberfläche vorhanden sein, Differenzen, welche die betreffenden Stellen nachgiebiger machen. Der für das Ausstrecken des Pseudopodiums bestimmende Faktor ist somit keinesfalls in einer bestimmt geordneten Kontraktion einer Radiengruppe gelegen. Es müssen vielmehr, wie auch sonst geartete Anomogeneitäten des Zelleibes vorliegen, welche eine eventuelle Kontraktion der Radien nutzbar, ja überhaupt erst möglich machen. Die Radien selbst können nur eine allseitige, normal zur Oberfläche gerichtete Binnendruckzunahme (nach außen gerichtete Pfeile, Fig. 26), somit keine Deformation der kugeligen Ausgangsform hervorrufen. In diesem Falle ist es aber ganz irrelevant, ob eine Radiengruppe eine Kontraktion ausführt oder nicht, da das Hervorstrecken des Pseudopodiums schon aus der aus beliebigen Ursachen auftretenden örtlichen Anomogeneität der Oberfläche, mit Notwendigkeit erfolgt. Aehnliche Betrachtungen gelten auch für die eventuelle Bedeutung der Radienkontraktion für das weitere Wachstum eines in Zunahme begriffenen Pseudopodiums.[1])

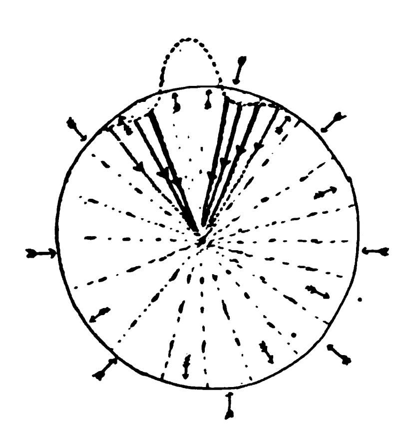


Fig. 26. Schema des Zustandekommens eines Pseudopodiums auf Grund der Theorie der organischen Radien. Die dicker gezogenen Radien gehören dem zur Kontraktion bestimmten Kegelmantel, welcher jedoch statt des Hervorstreckens des Pseudopods nur eine gleichmäßige Binnendruckzunahme erzeugen kann.

Die Annahme der alleinigen Herrschaft der organischen Radien und ihrer führenden Rolle beim aktiven Formwechsel ist somit als hinfällig zu betrachten. Ob die bestimmenden, für die Lokalisation der Pseudopodien maßgebenden Verhältnisse und Faktoren in bestimmten Strukturen des Zelleibes, oder vielmehr in den Verschiedenheiten in der jeweiligen Beschaffenheit der Zelloberfläche zu suchen sind, läßt sich mit sehr großer Wahrscheinlichkeit für die letztere Eventualität entscheiden, da die unbegrenzte Mannigfaltigkeit in der Lokalisation und Form der Pseudopodien, eine feste adäquate Struktur des Zelleibes als Ganzes (nicht des Plasmas) ganz undenkbar macht; die sehr weitgehende Anpassung der Pseudopodien den Verhältnissen der Außenwelt (Nahrungsaufnahme, Veränderung des

[1]) Ein Formwechsel der Zelle wäre nur bei der gleichzeitigen Kontraktion zweier diametral entgegengesetzten Radiengruppen denkbar. Es wäre in diesem Falle eine völlige Identität mit den entsprechenden Vorgängen der Muskelzellen erreicht. Daß ein ähnlicher Formwechsel (eine Art Einschnürung) bei der amöboiden Bewegung nicht vorkommt, dürfte allgemein bekannt sein.

Mediums usw.) deutet dagegen mit größter Entschiedenheit auf Veränderungen der Oberflächenverhältnisse und damit modifizierte Verhältnisse der Oberflächenspannung. Daß man dadurch zu der schon a priori höchst wahrscheinlichen Annahme von der Einheit der amöboiden Vorgänge bei Amöben und Leukocyten auf einem anderen Wege kommt, wird im weiteren des näheren erläutert.

Wie ist es nun, wenn man eine stemmende Wirkung der Radien annimmt, und das Hervorstrecken eines Pseudopodiums auf eine entsprechende Wirkung einer Radiengruppe zurückführt?

Es wird sich bei der Betrachtung der Karyokinese noch des weiteren ergeben, daß eine ähnliche Wirkung der Radien bei der Zelldruckschnürung von vielen Autoren angenommen, von anderen wieder verworfen wird. Unsere spezielle Aufgabe erlaubt uns aber, auf diese Frage in ganz unabhängiger Weise einzugehen. Einen Fingerzeig zu Gunsten dieser Möglichkeit müssen wir in den oben geschilderten Verhältnissen bei Heliozoen, wie Actinosphaerium, Actinophrys, Camptonema usw. erblicken. In den Verhältnissen der Centrierung wären die Leukocyten selbstverständlich denjenigen Organismen näher zu stellen, bei welchen ein Zusammenlaufen sämtlicher Achsenfäden in einen Centralkörper nachweisbar ist.

Ob die Achsenfäden tatsächlich stemmend wirken können, bleibt nach dem oben Auseinandergesetzten fraglich, wenn auch immerhin denkbar. Eine stemmende Wirkung vorausgesetzt, müssen aber als erstes die Möglichkeiten zum Zustandekommen derselben erwogen werden. Gestemmt kann nur beim Vorhandensein eines Widerlagers, eines relativ unbeweglichen Punktes werden. Denken wir uns somit eine beliebige Radiengruppe mit Stemmen beschäftigt, so muß der Centralkern in seiner Stellung fixiert bleiben; das könnte nur durch die Stemmwirkung der diametral entgegengesetzten Gruppe der Radien gegen die Zellenoberfläche geschehen. Da wir, unserer Annahme und auch den vorliegenden Tatsachen gemäß, die Achsenfäden im allgemeinen als völlig biegsam und plastisch annehmen müssen und die nötige Versteifung nur als Reizzustand derselben denkbar wäre, so müßte die sich passiv verhaltende Radiengruppe sich umbiegen oder abweichen, jedenfalls aber ausweichen müssen; es könnte sich in allen Fällen nur um eine Verkürzung und Abflachung der dem Pseudopodium entgegengesetzten Hemisphäre handelte. Von keinem der genannten Organismen liegt irgend eine derartige Angabe vor. Die Stemmwirkung wird vielmehr wohl dadurch ermöglicht werden, daß eine gleichmäßige Expansion der Radien nach allen Richtungen geschieht, somit ein völlig symmetrisches Verhältnis erhalten bleibt. Es ist auch eine andere Möglichkeit der Befestigung der Achsenfäden gegeben, wie wir dieselbe bei Camptonema durch Schaudinn erfahren haben. Die Kerne dienen als Widerlager, werden aber möglicherweise von dem Wabengerüst wiederum selbst in ihrer ursprünglichen Lage erhalten. Auf welchem Wege nun die eventuell stattfindende Expansion der Achsenfäden vor sich gehen mag, bleibt freilich dahingestellt. Die Verhältnisse der Leukocyten liegen wesentlich anders: ein Widerlager könnte nur durch das Ausweichen und bogenförmige Umbiegung der, dem Pseudopodium entgegengesetzten Radiengruppe zustande kommen. Nach den uns vorliegenden Verhältnissen scheinen jedoch ähnliche Verhältnisse nicht vorzuliegen; zwei Umstände müssen vielmehr diese Möglichkeiten ausschließen. 1. Das Mikrocentrum ist in

vielen Fällen dem Pseudopodium näher als den übrigen Zellabschnitten gerückt, was ja einer Expansion der betreffenden Radien direkt wiederspricht. 2. Die in das Pseudopodium hineinragenden Radien sind vielfach so hochgradig umgebogen und geschlängelt, daß eine stemmende Wirkung derselben ausgeschlossen erscheint. Vgl. Fig. 8.

Wenn wir das über die amöboide Bewegung der Leukocyten Gesagte zu übersehen versuchen, so muß wohl jede aktive Betätigung des Radiensystems an dem aktiven Formwechsel der Leukocyten für ausgeschlossen erscheinen. Für die Erklärung derselben müssen vielmehr ganz andere Faktoren herangezogen werden, welche wohl, was ja schon a priori so wahrscheinlich gewesen, in gleicher Weise bei den centrierten Leukocyten und den nicht zentrierten Amöben tätig sein werden. Die nähere Erörterung der dabei in Betracht kommenden Momente wird im Kap. II B stattfinden. Inwieweit die obigen Auseinandersetzungen auch für die sonstigen Leistungen des Radiensystems, namentlich bei der Karyokinese von Belang sein werden, wird sich aus dem Ferneren ergeben.

Die Fähigkeit zur amöboiden Bewegung beschränkt sich keinesfalls auf die bereits geschilderten Einzelligen und die Leukocyten der Metazoen. Eine ganze Reihe von Epithelzellen, namentlich die Darmepithelien verschiedener Wirbellosen und Wirbeltiere scheinen in sehr ausgiebigem Maße an ihrer freien Oberfläche Pseudopodien aussenden zu können. Es ist allerdings in diesen Fällen ein gewisser Gegensatz zu den unbeschränkt beweglichen Protozoen und Leukocyten geschaffen, indem den Darmzellen, welche in ein festes regelmäßiges Gefüge eingeschlossen sind, die Fähigkeit zur amöboiden Bewegung nur an ihrer freien Oberfläche erhalten bleibt.

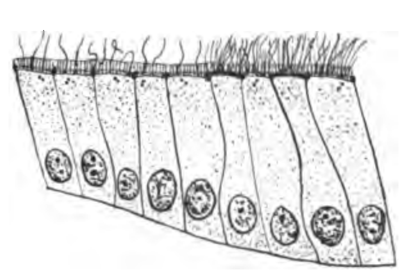


Fig. 27. Zellen aus dem Dickdarm des Menschen. Lange fadenförmige, wahrscheinlich amöboide Fortsätze, welche die Cutikula durchdringen. (Nach K. W. ZIMMERMANN '98.)

Die älteren Angaben über die amöboide Beweglichkeit der sog. Cutikularbesätze der Darmepitelien wurden bei Beobachtungen der Nahrungsaufnahme am lebenden Objekt gemacht. METSCHNIKOFF beschrieb pseudopodienartige Fortsätze in den Darmzellen der Coelenteraten, SOMMER bei Hirudineen. Es werden schließlich ähnliche Beobachtungen an Wirbeltieren von THANHOFFER, WIEDERSHEIM, ZAWARYKIN, R. HEIDENHAIN u. A. gemacht. Von den Nachuntersuchern wurden jedoch diese Angaben einer scharfen Kritik unterworfen.

Eine neue, eingehende Schilderung dieser Verhältnisse verdanken wir K. W. ZIMMERMANN (Fig. 27). An den Zellen des menschlicher Dickdarmes konnte sich derselbe von der Anwesenheit langer, haarförmiger, anscheinend sehr biegsamer, von der freien Oberfläche hervorragender Fäden überzeugen. Diese Fortsätze kamen in sehr schwankender Anzahl vor, fehlten auch zuweilen ganz. Es waren aber nicht etwa Elemente der Stäbchencutikula, wie aus den älteren Erfahrungen hervorzugehen schien, sondern von der letzteren ganz unabhängig und gleichzeitig mit derselben bestehende Gebilde. Sie entspringen direkt und ohne scharfe Grenze vom Zellplasma und müssen, um an die freie

Zelloberfläche zu gelangen, die Cutikula in ihrer Dicke durchsetzen. M. HEIDENHAIN bestreitet zwar, daß die von ZIMMERMANN gesehenen pseudopodienähnlichen Gebilde von den Cutikularstäbchen verschieden seien, bezweifelt aber keinesfalls ihren amöboiden Charakter, welcher übrigens für Darmepithelzellen verschiedener Wirbeltiere auch von PANETH, NICOLAS, für Lumbricus von GREENWOOD, beschrieben wurden.

Wenn wir auch in diesen Fällen gewisse Beziehungen zwischen der Fähigkeit der Zellen, amöboide Fortsätze auszusenden und ihrer typischen Architektur auffinden wollen, so muß zunächst eine Struktureigentümlichkeit beachtet werden, welche, wie es scheint, sämtlichen in Betracht kommenden Zellen eigen ist. Im auffallenden Gegensatze zu der deutlichen Faserung des Zellleibes der meisten Darmzellen, wie sie besonders deutlich nach M. HEIDENHAIN's Schilderung im Amphibiendarme vorkommt, wo ganz eigentümliche, typisch räumlich geordnete Verhältnisse des Mitoms zu walten scheinen, steht eine ganz homogene, mit saueren Farben intensiv färbbare streifenförmige Zone dicht unterhalb der Stäbchencutikula (Fig. 11). Nach allem, was wir an allen, daraufhin untersuchten Darmepithelien wissen, werden die stäbchenartigen Pseudopodien aus dieser homogenen Plasmaschicht herausgestreckt, und verschwinden wieder spurlos in derselben beim Einziehen. Es findet somit auch in diesem Falle die bereits vorhin an Amöben und Leukocyten gemachte Wahrnehmung ihre Bestätigung, daß die Plasmaschicht, welcher die spezielle Aufgabe der ersten Entstehung der Pseudopodien zufällt, vorwiegend ganz hyalin, für unsere Wahrnehmung strukturlos ev. homogen wabig oder granulär strukturiert, aber nicht architektonisch räumlich in einzelne Organiode gegliedert erscheint. Es wäre ja in der Tat ganz unberechtigt, ist auch anscheinend nur von wenigen Forschern versucht worden, das Ausstrecken der Stäbchenpseudopodien etwa auf ein Hervortreten der so deutlich zur Ausbildung gelangter Mitomfäden der Innenpartie zurückzuführen. Es ist somit auch in diesen Fällen, wie in den oben geschilderten Arten der amöboiden Zellen, eine aktive Betätigung der Architektur der Zellen, als Ganzes, im äußeren Formwechsel derselben höchst unwahrscheinlich, oder vielleicht auch direkt ausgeschlossen, denn auch eine etwaige Kontraktion des ganzen Zelleibes zum Herauspressen der Pseudopodien ist höchst unwahrscheinlich so lange, als man nicht die Anheftung des Mitoms oberhalb der homogenen Zone, dicht an der freien Zelloberfläche nachweisen oder vermuten kann. Einen Fingerzeig für die eventuelle Aufklärung der hier vorliegenden Verhältnisse dürften uns vielleicht die Epithelien des Lumbricusdarmes einmal geben. Die Darmzellen derselben besitzen einen wohlausgebildeten Cutikularstäbchenbesatz und da neben auch einen echten Flimmerbesatz (Fig. 31). Beide Bildungen scheinen, in verschiedenen physiologischen Zuständen bald zu verschwinden, bald neu aufzutreten. Unter denselben ist die außerordentlich breite und deutliche homogene Zone gelegen. Die Substanz dieser Zone ist nun im hohen Maße anisotrop, und zwar nur in den Fällen, wo sowohl Flimmer- als Cutikularbesatz aus derselben hervorgestreckt sind. Werden dieselben eingezogen, so verliert sich auch die Anisotropie. (GURWITSCH.)

In einer sehr ausgesprochenen Weise scheint die Fähigkeit zur amöboiden Formänderung vielen Kernen, namentlich den sog. Keimbläschen, d. h. den Kernen unreifer Eizellen und den Kernen mehrerer Drüsenzellenarten zu gehören. Den älteren Beobachtungen von WEISMANN, KORSCHELT, STUHLMANN an verschiedenen Insekteneiern, schließen sich die neueren von v. BAMBECKE an Pholcus phalangoides u. A. an. WEISMANN konnte gleichzeitig mit dem bedeutenden amöboiden Formwechsel des Keimbläschens (bei der Wespe), auch seine bedeutende Volumzunahme konstatieren und hat die beiden Erscheinungen in einen kausalen Konnex miteinander gebracht, indem er annimmt, daß die amöboiden Bewegungen eben zur Zunahme des Volumens (dicht vor der Ausstoßung des Richtungskörpers) beitragen. Analoge Beobachtungen wurden von O. SCHULTZE an Amphibieneiern gemacht. In besonders schöner Weise kommen die pseudopodienartigen Fortsätze des Keimbläschens, nach KORSCHELT's Schilderung, bei Dytiscus marginalis und anderen Arthropoden und nach v. BAMBECKE's bei Pholcus

vor (Fig. 28). Die Pseudopodienfortsätze sind in diesen Fällen von sehr verschiedener Gestalt, bald handelt es sich um lange, spitze, beinahe fadenförmige Fortsätze, bald um fingerförmige, sogar höckerige Vorspünge. In besonders auffälliger und bedeutungsvoller Weise kommen die Beziehungen der langen Pseudopodienfortsätze zu den im Cytoplasma angehäuften Dottergranula zur Geltung: an den Stellen, wo solche Dotterkörnchengruppen in die Nähe des Kernes zu liegen kommen, werden vom letzteren zahlreiche Pseudopodien ausgesendet, wobei es ganz auffällig ist, daß oft die Peripherie des Keimbläschens nur so weit mit Fortsätzen versehen ist, wie sich die Anhäufung der Körnchen am Keimbläschen erstreckt.

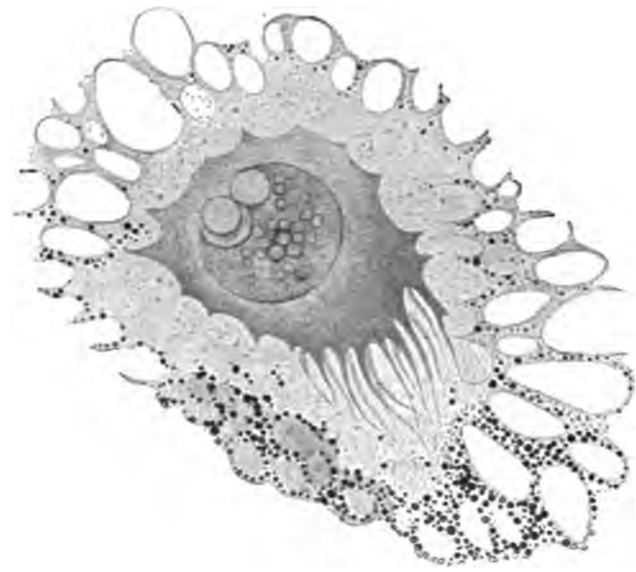


Fig. 28. Keimbläschen mit Pseudopodien im Eie des Pholcus phalangoidis. (Nach v. Bambecke '98.)

Diesen Tatsachen und der eigentümlichen typischen Pseudopodienform der Kernfortsätze gegenüber, erscheinen die Einwände derjenigen Forscher, welche wie Flemming, Nussbaum, Bergh u. A. die amöboide Natur derselben leugnen wollen, nicht begründet. Es soll sich, dieser Ansicht gemäß, nur um passive Formänderungen seitens des andrängenden Cytoplasmas handeln.[1])

Indem Flemming Weismann's Befunde bespricht und seiner Auffassung der amöboiden Kernbewegung als eines Ernährungsvermittlers beipflichtet, hebt er hervor, daß er sich nicht entschließen kann, solche Bewegungen des Kernes (und ebenso der Nukleolen) „amöboid" und diese Dinge „kontraktil" zu nennen: „Mit diesem Namen verbinden wir einmal den bestimmten Begriff, daß das betreffende Ding „sich bewegt", daß die verursachenden Kräfte in ihm entwickelt werden. Wir wissen aber nicht, ob dies für die in Rede stehenden Kernbewegungen auch wirklich gilt. Wenn auch, wie es Weismann fand, das umgebende Zellprotoplasma in Ruhe zu bleiben scheint, d. h. doch keine lokale Anhäufung und keine merkliche Verschiebung der Körnchen erkennen läßt, so bleibt es doch immerhin möglich, daß die Kräfte und molekulären Veränderungen, welche den Formwechsel des Kernes bedingen, teilweise oder selbst ganz von der Zellsubstanz ausgehen. Solange das aber möglich ist, kann ich den Kern nicht mit einer Amöbe vergleichen, welche in einem anorganischen Medium selbständig kriecht."

Mit Recht betont nun v. Bambecke, daß wenn man sogar mit Flemming den

[1]) Auch dem Nucleolus kommt, nach vielen Autoren (namentlich Balbiani) ein nicht unbedeutendes Formwechselvermögen zu.

Anstoß zur amöboiden Bewegung des Kernes als vom umgebenden Cytoplasma ausgehend sich denkt, diese Beeinflussung derjenigen ganz vergleichbar wäre, welche die Amöbe von ihrem umgebenden anorganischen Medium erfährt und daß es sich in beiden Fällen wohl um Erscheinungen des positiven Chemotropismus handeln wird. Es bleibt jedoch selbstverständlich nicht ausgeschlossen, daß in vielen Fällen der Kern tatsächlich in mechanischer Weise vom Protoplasma beeinflußt wird, wie es z. B. in dem von Bütschli beschriebenen Falle einer Amöbe zu sein scheint, wo die Formveränderungen des Kernes in getreuer Weise die wechselnden Konturen des Körpers der Amöbe wiederspiegelten.

Es muß noch erwähnt werden, daß Conklin, welcher an Darmzellen verschiedener Isopoden ähnliche Bilder, wie an den Dytiscuszellen beobachtete, dieselben in demselben Sinne deutete, daß das Cytoplasma in die Kernsubstanz eindringe und nicht letztere Pseudopodien aussende.

Die Formveränderungen des Kernes vieler Drüsenzellen lassen sich in ungezwungener Weise derjenigen der Keimbläschen sowohl ihrer Gestalt, wie auch ihrer präsumtiven funktionellen Bedeutung nach, anschließen. Was die Gestalt der pseudopodienartigen Fortsätze betrifft, so erinnern die Bilder der sog. doppelten Zellen des Follikelepithels der Nepa und Ranatra (Korschelt) in sehr auffallender Weise an die Veränderungen der Keimbläschen. Auch der Zeitpunkt im Zellenleben, auf welchen die Veränderungen fallen, die Ausarbeitung des Sekretes (Sekretion im Gegensatz zur Exkretion — Ranvier) erlaubt uns, den amöboiden Gestaltwechsel des Kernes auf seine Tätigkeit bei der Ausarbeitung des Sekretes in den Drüsenzellen, des Dotters in den Eiern, zurückzuführen (vgl. II. Teil).

Flimmerzellen und Flimmerbewegung.

Die Flimmerbewegung in ihrer so wechselnden Gestalt und Ausbildungsart gehört zu den verbreitesten Bewegungsformen der Zelle. Im Reiche der Einzelligen sind die Cilien und Flimmerhaare das hauptsächlichste Lokomotionsorgan, bei den Metazoen vermitteln die Flimmerepithelien die ununterbrochene Strömung verschiedener an den betreffenden Körperflächen vorbeiziehender Flüssigkeiten und kleiner Körper.

Die Mannigfaltigkeit der Gestalten der flimmer- und cilientragenden Zellen ist eine schier unbegrenzte. Wenn wir uns zunächst an die übliche Einteilung halten und Cilien als kurze, in größerer Anzahl jeder Zelle zukommende Härchen, von langen, die Zellgröße im allgemeinen übertreffenden, in Einzahl oder höchstens zu 3—4 vorkommenden Geißeln unterscheiden wollen, so erweist sich, daß diese zwei Arten im Protozoenreiche von großem systematischen Werte sind und im allgemeinen so scharf umschriebene Klassen, wie die Flagellaten oder Mastigophoren einerseits, die Ciliaten (Infusorien) andererseits charakterisieren. Es sind aber freilich andererseits, wie auch sonst, zahlreiche Uebergangsformen der beiden Cilienarten zu beobachten.

Ueber die Gestalt und Beschaffenheit der einzelnen Cilien und Geißeln läßt sich nur weniges sagen. Es sind schlanke, glatte, stark lichtbrechende, anscheinend völlig elastische, an ihren Enden spitz zulaufende Fäden.[1]) Ihre ganz glatten Konturen, vollständiges Fehlen irgendwelcher Varikositäten, Körnchen oder sonstiger Unregelmäßigkeiten in ihrem Gefüge zeichnen sie von den allerfeinsten Filipodien der Rhizopoden aus. Optisch erscheinen die Cilien auch für stärkste

---

[1]) Ob die Cilien in allen Fällen spitz zulaufen, ist nach den Angaben von Fisch und Prowazek sehr zweifelhaft. Die genannten Autoren beschreiben vielmehr bei verschiedenen Objekten (Flagellaten) das freie Ende der Geißel als stumpf oder schwach konvex abgerundet. Es ist übrigens auch aus theoretischen und genetischen Gründen zu erwarten, daß eine Abrundung des Cilienendes in allen Fällen besteht.

Vergrößerungen durchaus homogen, stark lichtbrechend und was auch als konstante Eigenschaft angeführt werden mag, anisotrop.[1]) Die Längsachse der Elastizitätsellipsoide fällt mit der Achse der Cilien zusammen. In färberischer Hinsicht sind die Cilien ziemlich passiv, färben sich einigermaßen intensiv, graublau, nur mit Eisenhämatoxylin. Weder durch Maceration, noch durch Quetschung oder sonstige chemische und mechanische Eingriffe läßt sich irgendwelche weitere Zergliederung eines Flimmerhaares bewerkstelligen, im auffälligen Gegensatze zu anderen schwingenden Gebilden, wie Cilien, Borsten, Plättchen, Membranellen und namentlich Achsenfäden der Spermatozoen, welche, wenn auch zuweilen im frischen Zustande als homogen erscheinend sich mit Leichtigkeit durch Maceration und auch färberisch in einzelne Flimmerhaare zerlegen lassen.[2]) Die Querschnitte durch ein Flimmerhaar sind mit wenigen Ausnahmen kreisrund. Wenn man das Angeführte und namentlich die Entstehung der Cilien berücksichtigt, so darf wohl vermutet werden, daß im Gegensatze zu den anderen fibrillenartigen Zellstrukturen, die Cilie als tatsächlich scharf charakterisierte morphologische Einheit auftritt und daß die in letzter Instanz ja notwendig anzunehmenden einzelnen Bestandteile, Bausteine derselben, in ihrer räumlichen Anordnung oder gegenseitigen Beziehungen, innerhalb eines Flimmerhaares nur einmal eine gegebene charakteristische Architektonik wiederholen; es muß dieser Umstand ganz besonders hervorgehoben werden, um die Sonderstellung der Cilie im Vergleich zu den kontraktilen Fibrillen der Muskelfasern usw. zu betonen, bei welchen es nach vielfachen Erfahrungen strittig ist, ob an einem gewissen Grad von Zerspaltbarkeit angelangt, wir Halt machen können; es ist in letzteren Fällen denkbar, wenn auch immerhin, entgegen HEIDENHAIN's Auffassung nicht bewiesen, daß die unendliche Spaltbarkeit einer mikroskopischen Muskelfibrille in weitere, ultramikroskopische, theoretisch durchführbar ist, daß mit anderen Worten, um wieder mit HEIDENHAIN zu sprechen, eine aus nur einer Reihe von Molekülen bestehende Fibrille, noch eine echte Muskeleinheit mit allen, derselben zukommenden Eigenschaften wäre. Im Falle eines Flimmerhaares werden wir dagegen, wie es sich aus dem weiteren mit Notwendigkeit ergeben wird, zur Annahme gezwungen, daß eine eventuelle

---

[1]) Vereinzelte ältere (STUART und FOL) und neuere Angaben über einzelne morphologische Bestandteile sind zu unbestimmt, um ein richtiges Urteil oder gar Verallgemeinerung zu gestatten. PLENGE glaubt an einigen Flagellaten eine etwas dunkler gefärbte Achsenpartie von dem helleren Flossensaum unterscheiden zu können (Fig. 28), ähnlich PROWAZEK. Es wurden von den genannten Autoren auch feine Körnelungen der Substanz der Cilie geschildert.

[2]) Nach den sorgfältigen Untersuchungen von BALLOWITZ an Spermien verschiedenster Tierklassen, lassen sich die Achsenfäden der Spermatozoen durch Maceration in eine große Anzahl feinster Fibrillen zerlegen. Diese Tatsache scheint allerdings im prinzipiellen Gegensatze zu der hier vertretenen Auffassung der Cilien als der Länge nach physiologisch nicht weiter zerlegbarer Einheiten zu stehen; es scheint uns jedoch bis jetzt durchaus nicht klargelegt zu sein, in welcher Weise der Vergleich des Achsenfadens des Schwanzes des Spermiums mit einer Cilie durchgeführt werden kann, wenn auch eine sehr weitgehende Analogie beider Gebilde nicht angezweifelt werden darf; es sind speziell des Genaueren die Beziehungen des aus dem Centralkörper der Spermatide entstehenden cilienähnlichen dünnsten Fadens zu dem mächtigen Achsenfaden eines fertigen Spermiums klarzulegen, was bis jetzt in befriedigender Weise noch nicht geschehen ist (vgl. S. 74 Fig. 39).

Zergliederung eines solchen, in welcher Richtung es auch sein mag, keine weiteren elementareren funktionellen Einheiten, keine ferneren Flimmerhaare mehr ergeben könnte.

Die Notwendigkeit eines durchgreifenden Unterschiedes zwischen dem Gefüge resp. „elementarer" Natur einer Muskelfibrille und einer Cilie liegt ja auf der Hand. Die erstere verändert ihre Form nur im Sinne der gradlinigen Verkürzung ihrer Längsachse, die einzelnen Konstituenten derselben, welcher Art im übrigen sie auch sein mögen, können somit Verschiedenheiten nur in der Längsrichtung aufweisen, der Querschnitt der Fibrille muß dagegen durchaus gleichartig gebaut sein. Wäre somit anzunehmen, daß der Querschnitt aus mehreren morpholischen Bestandteilen (z. B. ENGELMANN's Inotagmen) besteht, so wäre die Fibrille theoretisch ihrer Länge nach in weiten Einzelfibrillen spaltbar und zwar so lange, als man zu einer in der Längsachse angeordneten Reihe von Elementarbestandteilen gelangt (HEIDENHAIN), was jedoch aus verschiedenen Gründen nur als Fiktion denkbar ist.

Der Querschnitt eines Flimmerhaares kann dagegen, unter Voraussetzung eines aktiven Formwechsels, unmöglich völlig gleichartig gebaut gedacht werden. Es muß eine, für uns freilich unverständliche Assymetrie des Querschnittes vorliegen, da ja die Formänderungen des Flimmerhaares nicht in einer Verkürzung der Längsachse, sondern in einer Umbiegung derselben, somit in einseitigen Veränderungen eines Teiles der Querschnitte sich äußern.

Denkt man sich somit ein Flimmerhaar seiner Längsachse nach gespalten, so können die Spalthälften oder Spaltteile unmöglich ihrerseits als diskrete Flimmerhaare funktionieren.

Wenn man diese Betrachtung in einer völlig voraussetzungslosen Weise anstellen will, so wird man natürlich vorderhand keine näheren Vorstellungen über den Charakter der Assymetrie des Querschnittes machen dürfen: ob es sich dabei um morphologisch differente, wenn auch ultramikroskopisch kleine Bausteine handelt, ob dagegen die Unterschiede chemischer Natur sind, läßt sich nur vermuten und ist zunächst für die in Betracht kommenden Fragen irrelevant.

Es muß aber der Schluß gezogen werden, daß jeder Vergleich eines Flimmerhaares mit einer Muskelfibrille als ganz verfehlter angesehen werden muß, und daß auch die Identifizierung desselben mit einem Mitomfaden, wie es ja so vielfach geschehen ist (MEVES u. A.) a fortiori eine nicht zutreffende ist.

Wenn sich somit eine scharfe Sonderung der Cilien von den Muskelfibrillen als Notwendigkeit erwiesen hat, so ist die Annäherung an lange, feine Pseudopodien sowohl aus funktionellen, wie auch hauptsächlich aus genetischen Gründen, eine direkte Notwendigkeit. Es wird auch schon von vielen älteren Autoren auf diese nahe Verwandtschaft mit Recht aufmerksam gemacht.

Das Protozoenreich und namentlich die Mastigophoren, Flagellaten und zahlreiche pflanzliche und tierische Schwärmesporen geben uns zahllose Beispiele von einem allmälichen Uebergang langer Pseudopodien in ein echtes, schwingendes Flimmerhaar. Es ist direkt am lebenden Objekt zu beobachten, wie die langsame amöboide Bewegung eines Filipodiums allmälich in eine, anfangs langsam pendelnde, dann immer schneller und schneller schwingende, für eine echte Cilie so charakteristische Bewegung übergehen kann (vgl. Fig. 20 A).

Durch die z. T. schon älteren Untersuchungen von DUJARDIN, CLAPARÈDE und LACHMANN, BÜTSCHLI, ZACHARIAS, KLEBS, BLOCHMANN, LANKESTER, HERTWIG, MAUPAS u. A. wurden viele Fälle von diesen direkten Untergängen langer Plasmafortsätze in schlagende Cilien geschildert.

Von besonderem Interesse sind die zu wenig beachteten Untersuchungen von ZACHARIAS. Es gelang demselben durch Zusatz von 5 Proz. phosphorsaurem Natron, zuerst an den Spermatozoen von Polyphemus pediculus, dann an den Darmzellen des Stenostomum leucops, Gebilde zu erzeugen, die dem Habitus nach zwischen lange Pseudopodien und echte Cilien, sogar den letzteren näher zu stellen sind. An jedem Ende des Spermatozoon treten zwei kurze Pseudopodien hervor. Dieselben werden allmälich länger und spalten sich während ihrer Größenzunahme mehrfach, so daß das Spermatozoon an beiden Enden, wie mit Fransen besetzt aussieht.
Nach Erreichung dieses Stadiums beginnt das Spermium sich wieder zu kontrahieren; dies geschieht aber ziemlich langsam und das Schwingen der Pseudopodien wird dabei immer lebhafter. Das Spermatozoon wird schließlich kugelförmig und ist mit wimpernden Fortsätzen bedeckt.

Die amöboiden Epithelien des Darmes des Stenostomum wurden nach ZACHARIAS durch phosphorsauren Natron veranlaßt, eine lange, die Zelle 3–5 mal übersteigende Cilie auszuziehen, es kam öfters vor, daß 3—5 ursprüngliche Cilien der Zelle mit auf den Fortsatz gerieten, und nun ihrerseits im alten langsamen Tempo weiterschlugen, während der dickere und längere Fortsatz im raschen Rhythmus undu-

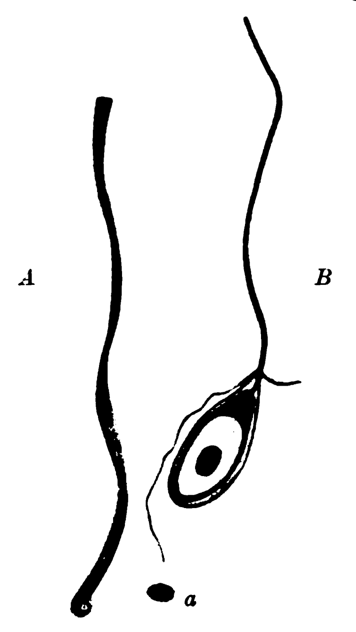


Fig. 28. Geißel der Flagellaten.
A Geißel von Trachelomonas mit deutlichem seitlichen Achsenfaden und Flossensaum, *a* Querschnitt durch die Geißel.
B Teil eines Mycetozoonschwärmers: der birnförmige Kern mit einem großen Binnenkörper befindet sich innerhalb einer scharf begrenzten birnförmigen Kapsel; von der Kernkappe zieht ein dunkler Verbindungsfaden zur Geißelbasis; Basalknötchen sichtbar.
(Nach H. PLENGE '99.)

lierte. Am deutlichsten treten die engen Beziehungen der Cilien zu den Filipodien bei der Betrachtung der Entstehungsweise der ersteren, wie sie namentlich durch Beobachtung an lebenden Protozoen, sowohl für einzelne Geißeln als auch für Membranellen festgestellt werden konnte; nach den übereinstimmenden Ergebnissen von ENGELMANN, MAUPAS, WALLENGREN, treten sowohl einzelne Cilien wie Membranellen, als zunächst stumpfe, plumpe Fortsätze von hyalinem Plasma, welche sich erst allmählich zuspitzen und ihre

definitive Gestalt annehmen, jedoch sofort nach ihrer Entstehung lebhafte Bewegungen aufweisen. PROWAZEK sah bei Chilomonas paramaecium, die Cilienanlage als feines, stumpfes Plasmafädchen auftreten, welches in 8 Minuten die Hälfte der normalen Geißel erreichte, jedoch relativ langsame Schläge ausführte. FRANZÉ führt für die Geißeln der Polytomeen an, daß die jungen viel „weicher" sind und lebhafte schlängelnde Bewegungen ausführen, die alten dagegen einen starren Eindruck machen und peitschend schlagen.

Wenn wir nun schließlich noch einmal derjenigen Filipodien gedenken, welche, wie die bei Camptonema nutans (SCHAUDINN), bei ARTODISCUS (PÉNARD) vgl. Fig. 20, 24 u. m. a., langsame pendelnde oder Trichterbewegungen auszuführen vermögen, so werden die Grenzen zwischen pseudopodienartigen Gebilden und echten Cilien ganz verwaschen, was ja selbstverständlich von größter Bedeutung auch für die Auffassung des Mechanismus der Flimmerbewegung werden muß (s. u.).

Es ist nun ein naheliegender Gedankengang, in den, als feinste, in spezieller Richtung weiterdifferenzierte Filipodien aufgefaßten Flimmerhaaren auch eine, den ersteren wohl allgemein zukommende Struktureigentümlichkeit, einen mehr oder weniger scharf differenzierten Achsenstab und einen mehr flüssigen Plasmamantel anzunehmen. Das Vorkommen beider Gebilde in den Filipodien wurde oben bereits geschildert, es sei auch gleichzeitig hervorgehoben, daß die Annahme einer festeren Stütze für die feinen Plasmastränge in Anbetracht der Gesetze des Gleichgewichtes der Flüssigkeiten einem wirklichen theoretischen Postulate gleich kommt. Tatsächliche Belege für derartige Differenzierungen sind in den echten Cilien allerdings recht spärlich, was in Anbetracht ihres geringen Querdurchmessers naheliegend ist; eine positive Angabe darüber besitzen wir nur in der oben angeführten Beobachtung PLENGE's an der Geißel von Trachelomonas (Fig. 28). Wie wenig man jedoch ohne Annahme eines derartigen axialen elastischen Stabes bei der Erklärung des Zustandekommens der Flimmerbewegung auskommen kann, wird S. 76—78 des näheren besprochen.

Der Einpflanzungsmodus der Cilien in den betreffenden Zellen und ihre Beziehungen zu den letzteren sind in neuerer Zeit zum Gegenstand zahlreicher Untersuchungen, lebhafter Kontroversen und weitgehender theoretischer Spekulationen geworden.

Die erste Frage, die sich unserer Betrachtung stellt, ist die Notwendigkeit einer speziellen Differenzierung an der Implantationsstelle der Cilie in den Zelleib. Ist, in der Tat, irgend ein spezielles Gebilde, Basalkörper, Fußstück, Blepharoplast etc. als ein notwendiger Bestandteil jedes Flimmerapparates zu betrachten — oder ist vielmehr ein allmählicher Uebergang einer Cilie in den Zelleib in ähnlicher Weise möglich, wie es konstant bei Filipodien der Sarkodinen und in vielen Fällen bei den Cutikularbesätzen der Fall ist? Die Frage eines ständigen Vorkommens differenzierter Gebilde an der Basis der Flimmerhaare wird von der überwiegenden Mehrzahl der Autoren im positiven Sinne beantwortet, obwohl die daran sich anknüpfenden Schlußfolgerungen sehr verschieden ausfallen. Indem einige, und zwar die Mehrzahl der Forscher in diesen basalen Differenzierungen ein für den Mechanismus und den Bestand der Flimmerzellen notwendiges Organ betrachten, beschränken sich einige Andere

auf die bloße Konstatierung der Tatsache, daß man bei Anwendung geeigneter Färbungen in der Regel solche Gebilde an echten Flimmerzellen nie vermißt, daß umgekehrt, Fälle vorliegen, in welchen die Cilienbesätze ohne Basalglieder sich als nichtflimmernd herausstellten. Ein Konnex im Sinne einer notwendigen aktiven Betätigung der Basalkörper an der Flimmerbewegung wird dagegen aus verschiedenen Gründen abgelehnt (GURWITSCH, MAYER, EISMOND). Es sind aber auch andrerseits Angaben zu verzeichnen (VIGNON) nach welchen mehreren echten Flimmerzellen jede nachweisbare Spur einer basalen Differenzierung abgesprochen werden muß. Da sich die Verhältnisse in diesen Fällen recht einfach gestalten, so wollen wir unsere Betrachtung mit denselben beginnen und die von VIGNON angeführten Fälle genau prüfen.

Die Mehrzahl der Objekte von VIGNON lassen nur die eine Folgerung zu: Basalknötchen sind färberisch und optisch nicht nachzuweisen, aber streng genommen, auch nicht auszuschließen. Die betreffenden Zellarten sind in der Tat, im allgemeinen sehr klein, auch bei den stärksten Vergrößerungen in ihren Details nicht mit genügender Schärfe zu verfolgen. Da jedoch die Implantationstellen der Cilien in diesen Fällen ebenso scharf gegen die freie Fläche der Zelle, wie auch in den klassischen Objekten, abgesetzt zu sein scheinen, so kann ja gar nicht ausgeschlossen werden, daß die feinen Cilien dicht an der Oberfläche oder unterhalb derselben, kleine aber differenzierte Absätze besitzen. Liegt ja das prinzipielle Interesse dieser Frage, wie sich aus dem Ferneren ergeben wird, weniger in einer wirklichen Anschwellung an der Basis der Haare, als nur im Vorhandensein eines, vom übrigen Zellplasma individualisierten basalen Endes der Cilie.

Viel überzeugender sind dagegen die Bilder, in welchen die Cilien so allmählich in den nun konisch zugespitzten Zelleib übergehen, daß man mit Recht mit VIGNON von einer Ausbreitung der Cilie auf der Zelle sprechen kann. Wir haben es augenscheinlich mit Gebilden zu tun, welche den vorhin erwähnten Uebergangsformen der Filipodien in echte Cilien völlig gleich zu stellen sind — daß auch in letzteren Fällen basale Differenzierungen nicht gut denkbar und auch nicht nachgewiesen sind, erhellt ja von selbst.[1])

Wenn man auch sonst diesen Tatsachen volle Beachtung schenken muß, so kann man sich andererseits den sich täglich mehrenden Beobachtungen nicht verschließen, nach welchen, sowohl in den meisten Metazoenzellen, wie auch im Protistenreich, sowohl bei Protozoen, als bei Protophyten, die Cilien und Geißeln ein scharf differenziertes, vom Cytoplasma abgesetztes, im allgemeinen auch mit einer Anschwellung versehenes inneres Ende besitzen.

Die speziellen Verhältnisse gestalten sich nun sehr verschieden und geben zu vielen Streitigkeiten und Meinungsverschiedenheiten Anlaß, welche dem durchaus unberechtigten Wunsche entspringen, die vorliegenden Mannigfaltigkeiten auf ein gemeinsames Schema zurückzuführen. Es läßt sich schon an lebenden Flimmerzellen an der Basis jedes Flimmerhaares ein deutliches, rundliches, ellipsoides oder mehr stäbchenförmiges, stark lichtbrechendes Gebilde nachweisen, das frühere Fußstück ENGELMANN's, in der neueren Zeit nach

[1]) Allerdings unter der Voraussetzung, daß keine Achsenfäden mit im Spiele sind.

Apathy's Bezeichnung — Basalkörperchen (von den Botanikern auch Blepharoplast) genannt. Die einfachste Form desselben ist ein rundliches Knötchen, welches in die freie Zelloberfläche implantiert ist, zuweilen sogar um ein Geringes dieselbe überragt. Ein weiteres, ziemlich häufiges Vorkommnis ist eine deutlich hantelförmige Gestalt der Basalkörper. Liegen dieselben in Reih und Glied dicht aneinander, so geben sie zu etwas komplizierteren Bildern Veranlassung, sie lassen sich dagegen mit größter Deutlichkeit als solche erkennen, wenn man sie an Zellen mit spärlichem und unregelmäßigem Cilienbesatz, oder an jungen, in Ausbildung begriffenen Zellen studiert. (Fig. 29, 30.)

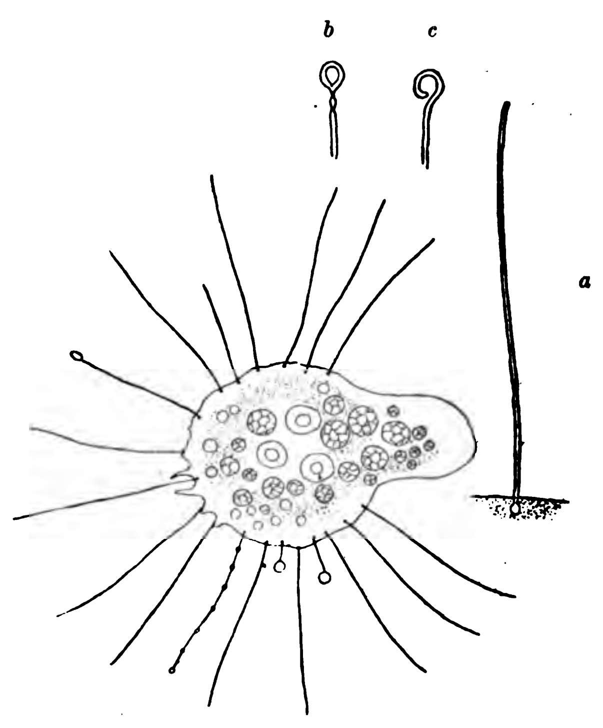


Fig. 29. Ein stark gepreßtes Individuum von Multicilia lacustris. Die langen Cilien entspringen von kugeligen Blepharoplasten. (*a* Stärkere Vergrößerung) einige Cilien in eigentümlichen Degenerationsstadien (*b*, *c*). (Nach Pénard '903.)

Rücken nun die Basalkörper eng zusammen, so entsteht aus ihrer Gesamtheit ein palissadenartiges Bild, welches den früheren Forschern, die über keine scharfen Färbungen verfügten, als eine gestreifte, die Zelloberfläche bedeckende Cutikula erschien, von welcher die einzelnen Cilien entspringen sollten; ganz im Unrechte waren sie übrigens nicht, wenn man die Ergebnisse einiger neuerer Untersuchungen von Heidenhain, Gurwitsch, Vignon in Betracht zieht. Das Studium der Histogenese der Flimmerzellen zeigte Gurwitsch, daß in einigen Zellarten, die spätere Palissade der Basalkörper, durch einen deutlich abgesetzten, aus prismatischen Waben bestehenden Cutikularsaum vertreten ist. Durch Verdichtung der Knotenpunkte der Waben, ihre stärkere Lichtbrechbarkeit und nun auf-

tretende elektive Färbbarkeit entstehen die scharf differenzierten Basalkörper als Knotenpunkte in einer wabigen Cutikula. Die zarten Verbindungswände scheinen auch weiter, wenigstens für einige Zeit zu persistieren (Fig. 30). Diese Beobachtungen GURWITSCH's wurden von VIGNON bestätigt. M. HEIDENHAIN konnte an Darmepithelien der Helix deutliche Verbindungen der einzelnen Basalkörper nachweisen, allerdings ohne Wabenform.

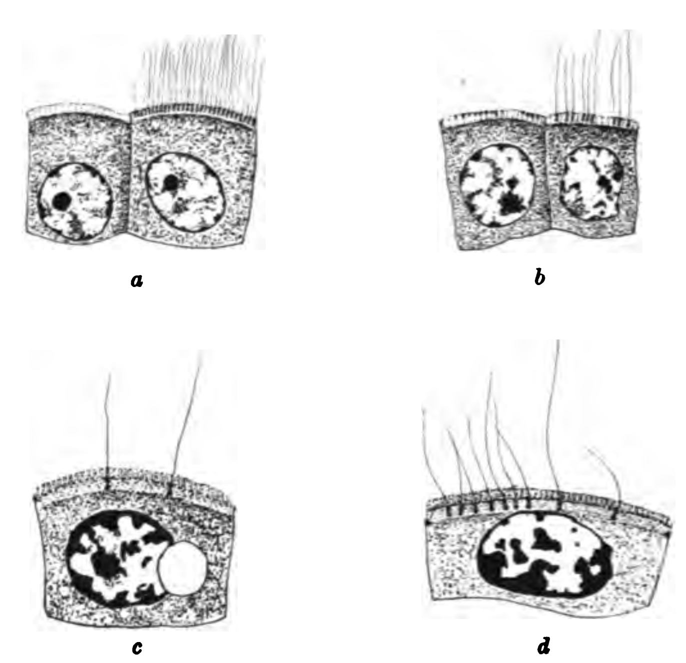


Fig. 30. Flimmerepithelien und ihre Entwicklungsstadien (nach GURWITSCH '901). *a b* Rachenepithel einer Bufolarve. *b* Zelle links — erstes Auftreten von Basalkörpern als Verdickungen der Knotenpunkte des wabigen Cutikularsaumes. *c d* Epithel der Tela choriodea einer Salmanderlarve.

Diese Befunde geben zwar Aufschluß über die Entstehung, und, wie sich des weiteren ergeben wird, die Natur der Basalkörper, lassen aber die ursprünglich vorgetragene Auffassung jedes einzelnen Basalkörpers als unabhängigen, diskreten Gebildes intakt, da ja die vorhin abgebildeten Zellenarten (Fig. 29 u. 30 c u. d) keine andere Deutung zulassen.

Eine weitere, zuweilen sehr weitgehende Komplikation der vorliegenden Formverhältnisse der Basalgebilde der Cilien wird nun durch das Auftreten sog. Bulbi, knötchenartiger Anschwellungen, gegeben, welche oberhalb der Basalkörper gelegen sind und sich zuweilen auch durch ihre abweichende Färbbarkeit von den letzteren auszeichnen; sie kommen nur einigen wenigen Flimmerzellenarten verschiedener Wirbellosen zu und scheinen von keiner wesentlichen Bedeutung zu sein. Den, zwischen denselben und den Basalknötchen gelegenen Abschnitt der Cilie, welcher, wie es scheint, starrer unbeweglicher Beschaffenheit ist, hat nun ENGELMANN als Zwischenstück bezeichnet. Es bleibt immerhin zweifelhaft, ob wir im Falle der hantelförmigen Basalkörper den Hals der Hantel nicht diesem

Zwischenstück identifizieren dürften und ob somit der obere Knopf der Hantel nicht mit dem Bulbus identisch wäre; die, in manchen Fällen abweichende Färbbarkeit der letzteren, darf jedenfalls nicht als ein ausschlaggebender Faktor angesehen werden.

Eine weitere Komplikation der Verhältnisse wird nun durch die häufig gleichzeitige Anwesenheit eines echten Cilienbesatzes mit einem starren Stäbchen — oder Cutikularbesatz verursacht. Es liegen hier so verschiedenartige Verhältnisse vor, daß ein, für alle Fälle gemeinsam sein wollendes Schema, auch in diesen Fällen zu völliger Konfusion führen muß.

Es kommt zunächst für viele Flimmerzellen, namentlich Wirbelloser, eine echte strukturlose, festweiche, wahrscheinlich gallertige Cutikula in Betracht. Von der weichen Beschaffenheit derselben können wir uns Rechenschaft abgeben, wenn wir den durchaus regellosen, bald schiefen, bald senkrechten Verlauf der Flimmerhaare durch dieselbe berücksichtigen. Die schief verlaufenden Cilien erfahren dabei keine Einknickung.



Fig. 31. Flimmerepithel aus dem Darm des Lumbricus (nur die oberen Partien der Zellen sind eingezeichnet). Dichter Besatz von starren Stäbchen, dazwischen Flimmerhaare von den Basalkörpern entspringend. Homogene, anisotrope hypobasale Schicht. Zwischen zwei Flimmerzellen eine Sekretzelle mit deutlicher Begrenzung der Sekretöffnung. (Nach Gurwitsch '901, etwas modifiziert.)

Ein Gebilde etwas anderer Art ist die sog. Stäbchencutikula, wie sie in schönster Weise in zahlreichen Flimmerzellenarten vorkommt und schon von Engelmann und Frenzel gesehen, wenn auch in etwas abweichender Weise gedeutet wurde. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß wir es in einigen Objekten mit ganz diskreten, starren, zylindrischen Stäbchen zu tun haben, zwischen denen die einzelnen Flimmerhaare durchgehen, um in ihren Basalkörpern zu endigen (Fig. 31). In schönster Weise finden wir schließlich cutikulaartige Gebilde in gewissen Beziehungen zum Flimmerapparat der Infusorien, wie es schon seit längerer Zeit durch Bütschli u. A. bekannt gewesen, neuerdings in sehr schöner und einwandsfreier Weise von N. Mayer geschildert wurde (vgl. Fig. 10). Es handelt sich hier entweder um feine, in dichten Reihen angeordnete Leistchen, welche im Durchschnitt wie eine Cutikula aussehen, wie bei Opalina ranarum, oder um eine schön ausgebildete Alveolärschicht, welche der Cutikula aufsitzt — Prorodon teres. In beiden Fällen liegen die Basalkörper im Cortikalplasma unter der Cutikula resp. der Alveolarschicht. Bei der Durchbohrung der Alveolarschicht liegen die Cilien innerhalb einer Wabenkante.

Wenn man somit in vielen Fällen die völlige Unabhängigkeit der vom Ektoplasma der Zelle entspringenden Cilien, von den Cutikularstäbchen oder Alveolarbesätzen, als sichergestellt betrachten kann, so treten uns in mehreren anderen Flimmerzellenarten ganz andere Beziehungen der beiden Bildungen entgegen. Wie Frenzel es zuerst betont hatte, können ja die in vielen Fällen sehr hohen Basalstücke der Cilien (d. h. die zwischen Bulbus und Basalkörper gelegenen, starren Abschnitte derselben) als ein echtes Stäbchencutikula aufgefaßt werden. In ähnlicher Weise müssen ja auch die

Verhältnisse einiger Zellen, mit der oben beschriebenen Histogenese gedeutet werden (s. o. S. 69 Fig. 30). VIGNON konnte schließlich die schöne Beobachtung machen, daß die Darmzellen der Chyronomuslarve, welche einen schönen, hohen Stäbchenbesatz tragen, und bisher als solche geschildert wurden, auf demselben noch lange, feine, lebhaft schlagende Cilien besitzen können (Fig. 32). Die Cilien entspringen direkt von den Bürstenstäbchen, welche somit hier als Ersatz für die sog. Fußstücke, die knötchenartigen Basalstücke, funktionieren. Von großem Interesse ist es dabei, daß der Cilienbesatz in diesem Falle weder bei allen Individuen, noch bei allen Zellen eines Exemplares zu finden ist.

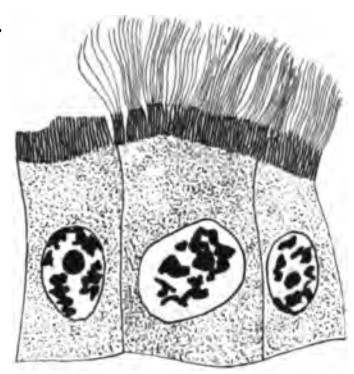


Fig. 32. Flimmerzellen aus dem Darm der Chyronomuslarve. (Nach VIGNON '901.)

Wenn in den zuletzt geschilderten Flimmerzellenarten die Beziehungen des Stäbchenbesatzes zum Cilienapparate recht innige geworden sind, so muß auch die Frage erwogen werden, ob auch die letzte Stufe der Verwandtschaft beider Bildungen vorkommen kann, ob ein direkter Uebergang eines Stäbchenbesatzes in wirkliche schlagende Cilien möglich und wahrscheinlich sei?

Es ist schon vor vielen Jahren von PFITZNER die Ansicht ausgesprochen worden, daß die gestreifte Cutikula der Amphibienepidermis als eine phylogenetische Rückbildungsstufe eines echten Flimmerapparates (wie er ja tatsächlich bei ganz jungen Amphibienlarven aufzutreten pflegt) anzusprechen ist. In späterer Zeit hat sich PRÉNANT dieser Ansicht in vollem Maße angeschlossen und die „Bordures en brosse" für rückgebildete Cilienapparate erklärt.[1])

Abgesehen von diesem Falle, kann nur eine Beobachtung von VIGNON als positiv im Sinne einer direkten Umwandlung des Bürstenbesatzes in schlagende Cilien angesehen werden.

Wie VIGNON selbst angibt, konnte er nur bei einer Chironomyslarve statt des gewohnten Bürstenbesatzes wirkliche schöne,

[1]) GURWITSCH macht nun einen Versuch, den umgekehrten Weg einzuschlagen und eine ontogenetische Abstammung des Cilienbesatzes von starren Stäbchen, oder dem Cutikularbesatz im Mundepithel der Salamanderlarven nachzuweisen. Die Wandlungen der im Beginn homogen erscheinenden Krusten, in eine schaumige und schließlich stäbchenartige Cutikula ließen sich zwar mit aller Deutlichkeit verfolgen. Die Schlußstadien, der Uebergang der Stäbchen in echte Cilien, entzog sich dagegen der direkten Wahrnehmung und mußte vielmehr erschlossen werden, da ja die betreffenden Zellen in ihrer endgültigen Gestalt echte Flimmerzellen sind und ein anderer Modus der Umwandlung nicht zu beobachten war. Dieser Schilderung wurde von verschiedener Seite (HEIDENHAIN, BENDA, JOSEPH, VIGNON) in entschiedener Weise widersprochen, wobei jedoch die einzelnen Autoren in ihren Ansichten über den Charakter und das weitere Schicksal der fraglichen Gebilde nicht einig sind. Indem HEIDENHAIN und JOSEPH den Stäbchenbesatz (welchen JOSEPH übrigens nur als wabigen Besatz wahrnimmt) einer später eintretenden Verschleimung preisgeben, wobei sie uns über die weitere Umwandlung in Flimmerzellen völlig im Dunklen lassen, glaubt BENDA an die Persistenz des Cutikularbesatzes auch in den fertigen Flimmerzellen und zwar zwischen den Flimmerhaaren oder richtiger den Fußstücken derselben. VIGNON glaubt nun gesehen zu haben, daß die oberflächlichen Plasmaschichten der betreffenden fertigen Flimmerzellen einen grobwabigen Bau besitzen, daß somit die von GURWITSCH geschilderte Cutikula an der Basis des späteren Flimmerapparates zu liegen kommt und die Basalkörper, samt dem Cilienbesatz erst später an seiner freien Oberfläche entstehen.

Wir sehen somit, daß die Frage durchaus nicht spruchreif ist und einer näheren Nachprüfung bedarf.

schlagende Cilien beobachten (Fig. 32). In der Norm bleiben jedoch diese Zellen auf dem Stadium starrer Härchen. Wenn diese Beobachtung auch vereinzelt bleibt, so spricht sie jedoch in sehr hohem Maße für die nahen Beziehungen der Bürstenbesätze zum Flimmerbesatze, Beziehungen, welche noch mehr bei Berücksichtigung der morpho-

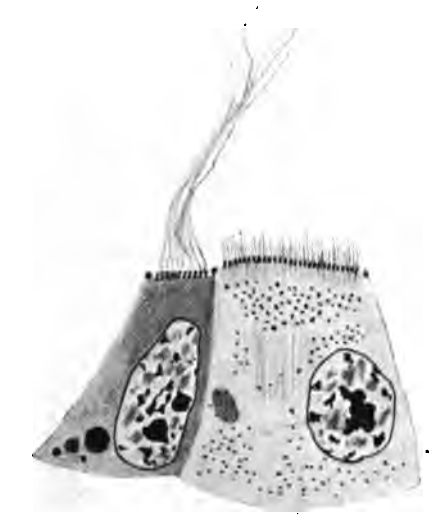


Fig. 33. Zellen aus der Niere von Torpedo. Zelle links: Flimmerzelle, rechts: Bürstenzelle. (Nach JOSEPH '902.)

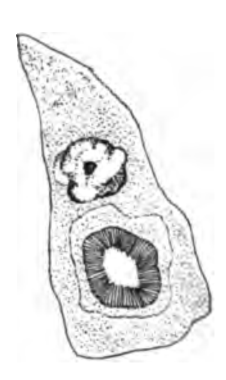


Fig. 34. Sehzelle von einer Herudinee. Cilienbesatz der centralen Vakuole. Die Cilien mit deutlichen Basalkörpern (nach PRÉNANT '902).

logischen Aehnlichkeiten beider Bildungen hervortreten. Eine Anzahl echter, nicht flimmernder Bürstenbesätze sind nur durch ihren physiologischen Charakter von echten Cilien zu unterscheiden. An fixierten Präparaten ist die Aehnlichkeit beider Gebilde eine frappante. Diese Bürstenbesätze kommen namentlich verschiedenen Abschnitten der Niere sowohl höherer als niederer Wirbeltiere zu. Basalknötchen an den Einpflanzungsstellen der Borsten wurden schon vor längerer Zeit von NICOLAS, dann von SAUER, neuerdings wieder von JOSEPH, VIGNON u. A. beschrieben.[1]) (Fig. 33.)

Von besonderem Interesse für die morphologische und namentlich auch die physiologische Auffassung des Flimmerapparates waren stets seine Beziehungen zum Innern der Zelle gewesen. Es haben sich auch dementsprechend zahlreiche Untersuchungen und Einzelangaben an dieses Problem geknüpft, ein Problem welches heute mehr denn je, von einer endgültigen Lösung entfernt zu sein scheint.

Es mußte bei objektiver Betrachtung der verschiedensten Zellen einleuchten, daß von bestimmten, für die Flimmerzelle, als solche geltenden Gesetzlichkeiten im Verhalten sowohl der „hypobasalen“ Plasmaschicht, als auch des übrigen Zelleibes, keine Rede sein kann, daß vielmehr die vorliegenden Typen alle denkbaren

[1]) Von Interesse sind auch die von PRÉNANT beschriebenen intracellulären Hohlblasen in den Sehzellen verschiedener Hirudineen, welche ebenfalls einen, mit Basalkörpern versehenen Cilienbesatz von wahrscheinlich starren Cilien besitzen (Fig. 34).

Mannigfaltigkeiten zu erschöpfen scheinen. Es ist aber auch in dieser Frage, wie in so mancher anderen der Histologie und Biologie ergangen: man suchte dasjenige als allgemeinen Typus oder als allgültiges Schema aufzustellen, was entweder in der Zeit der Entdeckung voranging, oder an Einfachheit und Deutlichkeit der Deutung, oder gar an Eleganz des Bildes, die anderen Gestaltungstypen oder Vorgänge übertraf. Daß bei dieser Einzwängung heterogener Verhältnisse unter ein gemeinsames Schema, den Tatsachen so und so oft Gewalt angetan wird, entgeht zu leicht der Aufmerksamkeit.

In ähnlicher Weise wurde auch bei der Untersuchung und Schilderung der intracellulären Fortsetzungen der Flimmerapparate verfahren. Nachdem ENGELMANN zuerst, abgesehen von den sehr unvollkommenen Darstellungen von EIMER, in ziemlich richtiger Weise den sog. Fibrillenkonus bei einigen Flimmerzellen deutlich gesehen und abgebildet hatte, hat man nicht aufgehört, ähnliche Strukturen

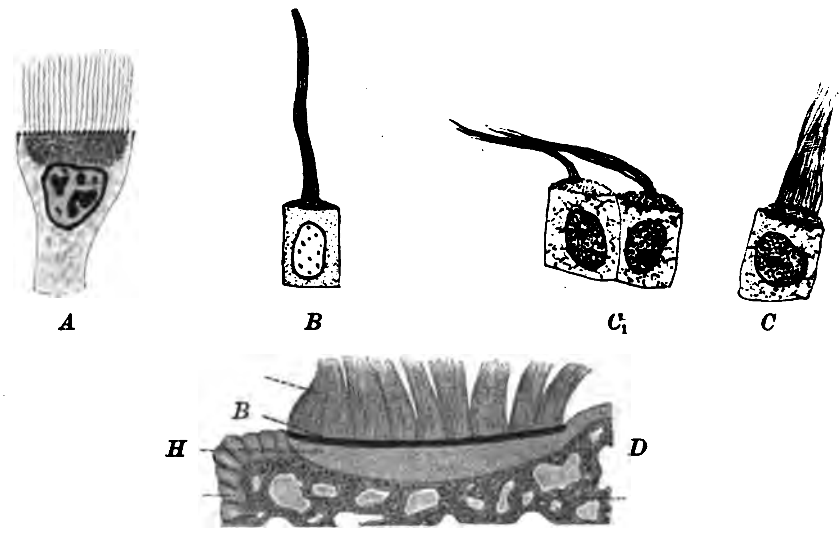


Fig. 35. Flimmerzellen mit nicht fibrillärer, z. T. hyaliner „hypobasalen" Schicht
A Conus vasculosus der Maus (nach FUCHS '902).
B Niere des Petromyzon (nach STUDNICKA '99).
C C_1 Nierentrichter — Frosch.
D adorale Wimperzone von Bursaria truncatella (nach N. MAYER '902).
B Basalkörperschicht.
H Hypobasale Schicht.

auch allen übrigen Flimmerzellen zu windizieren oder als solche zuweilen Dinge zu deuten, welche eher als ein direkter Gegensatz von Flimmerwurzeln aufgefaßt werden sollten. In ganz analoger Weise versuchte man auch in der Auffassung der funktionellen Bedeutung dieser Strukturen, von der Betrachtung der Fälle auszugehen, wo sie am schönsten ausgebildet sind, ohne zu berücksichtigen, daß eben das Fehlen ihrer Ubiquität in den Flimmerzellen ihrer physiologischen Funktion bei der Flimmerbewegung ziemlich enge Schranken setzt. Im Aufbau und Beschaffenheit des Zellplasmas der Flimmerzellen treten etwa 3 Typen auf. Als erster müssen diejenigen Zellen aufgefaßt werden, bei welchen der ganze Zelleib eine

durchgehend gleichartige Beschaffenheit zu besitzen scheint, eine „hypobasale“ Zone somit anscheinend nicht unterschieden werden kann. Es gehören hierher zahlreiche Flimmerzellenarten, sowohl von Wirbellossen als auch von Wirbeltieren (und auch zahlreiche Flimmerapparate der Protisten). In zweiter Reihe kommen Flimmerzellen in Betracht, bei welchen eine mehr oder weniger scharf differenzierte hypobasale Zone auftritt, welche vom übrigen Zellplasma durch ihren Charakter, speziell durch die abweichende Färbung und die zuweilen völlig homogen erscheinende Struktur scharf absticht. Die Configurationen dieses homogenen Polsters scheinen recht verschieden zu sein. Bald ist es eine annähernd kegelförmige in das Zellinnere sich erstreckende Plasmapartie, bald nur ein flacher Streifen, in einigen Fällen sogar eine deutliche polsterförmige Erhebung über das Zellplasma. Beispiele erster Art wurden u. a. von v. Lenhossek und Fuchs in den Zellen der Ductuli efferentes der Maus beschrieben (Fig. 35 A). Als mehr flache Streifen treffen wir die hypobasale Zone in sehr verschiedenen Zellenarten, u. a. in sehr deutlicher Ausprägung auch unter den Membranellen verschiedener Infusorien, z. B. Bursaria (nach H. N. Meyer Fig. 35 D). Als deutlich sich erhebendes Polster erscheint schließlich das eigentümlich hyaline Plasma u. a. in dem sog. Nierentrichter der Amphibien (Fig. 35 C). Die Flimmerzellen der letzteren sind mit ganz auffallend langen, häufig zu einer Membran verklebten Cilien versehen. Bei der Enge des Kanaldurchmessers bleiben die Cilien der einander gegenüber liegenden Zellen in stark flektierter Stellung einander angelegt. Im Profil gesehen, erscheint der Flimmerapparat wie eine einzige lange mächtige Geißel, sie wurde auch als solche aufgefaßt. Untersucht man die Zellen von der breiten Seite, so löst sich die Geißel in eine Reihe einzelner, langer, verklebter Cilien auf. An der Basis jeder Cilie ist ein deutliches, wenn auch sehr kleines Basalkörperchen unterscheidbar. Die Basalkörper sind nun dem eigentümlichen, sich über dem lockeren Zellplasma deutlich erhebenden hypobasalen Polster implantiert.[1])

Im vollen Gegensatze zu diesen hypobasalen Differenzierungen von relativ homogenem Plasma, treten nun die, seit Engelmann klassischen, in so wechselnder Gestalt auftretenden Flimmerwurzeln, auf. Bald sind es deutliche diskrete Gebilde, welche an Dicke und Deutlichkeit den Cilien selbst gleichkommen und durch geeignete Färbung in sehr klarer Weise zur Darstellung gebracht werden können, bald äußern sich die Wurzelstrukturen in einer allgemein faserigen, längsstreifigen Beschaffenheit des Zelleibes; in anderen Fällen sind es wieder mehr oder weniger scharf gezeichnete, in das Zellinnere einragende Plättchen, an denen man nur weniges von einer fibrillären Struktur wahrnehmen kann. Für die erste Kategorie paßt die von Engelmann vorgeschlagene Bezeichnung des Fibrillenkonus, dessen klassisches Bild die Darmzellen (speziell aus der Typhlosolis) der Anodonta oder der Unio bieten (Fig. 36). Es sind hohe, schlanke Zellen, mit langen Cilien, ziemlich großen, in dichten Reihen gestellten Basalkörpern. Dicht unterhalb derselben entspringen scharf konturierte, gradlinig gestreckte Wurzelfibrillen, die eine Strecke weit, einander streng parallel in das Zellinnere verlaufen, dann aber zu zwei und zu mehreren konvergierend, schließlich in einen zugespitzten Kegel

[1]) Aehnliche Bilder schildert Regaud ('902 und '903), in der Reptilienniere. Studnicka bei Petromyzon (Fig. 35 B).

auslaufen und sich als ein langer, dicker, geschlängelter Faden bis in die Gegend des Zellkernes, häufig auch noch tiefer verfolgen lassen. Von ENGELMANN wurden die Fasern mit einzelnen kleinen Knötchen, Varikositäten besetzt, geschildert. Ebenso werden sie neuerdings von BENDA als aus einzelnen Mikrosomen, den sog. Mitochondren bestehend, beschrieben. Im Gegensatze dazu, behauptet APÁTHY auf Grund einer speziellen Goldfärbung ganz glatte, wie mit einer Feder gezogene Konturen gesehen zu haben, eine Schilderung, welcher ich auf Grund von *E*-Hämatoxylinfärbungen völlig beitreten muß. Den meisten Autoren erscheinen die der Zelloberfläche näher gelegenen Fibrillenabschnitte als deutlich verdickt. APATHY schildert sie dagengen als in ihrem ganzen Verlaufe gleich dick.



Fig. 36. Flimmerzellen aus d. Typhlosolis der Anodonta. *A* von der schmalen, *B* von der breiten Seite gesehen.

Von diesem bekanntesten Beispiele des Wurzelkegels ausgehend. finden wir zahlreiche analoge Bildungen bei verschiedenen anderen Flimmerzellen, vorwiegend der Mollusken, so in den Lebergängen der Helix (HEIDENHAIN Fig. 37) u. m. a. Eine eigentümliche Form des Wurzelkonus wurde uns schon durch ENGELMANN in den sog. Eckzellen der Kieme verschiedener Lamellibranchier, z. B. der Cyclas cornea, bekannt. Der Flimmerapparat besteht in diesen Zellen aus einer segel-

förmigen, zusammenhängenden Membranelle, deren Zusammensetzung aus einzelnen verklebten Flimmerhaaren allerdings unverkennbar ist. Die Einpflanzung dieser Membranelle in den Zelleib und in intracelluläre Fortsetzung derselben, erweist sich als aus zwei Lamellen bestehend, welche nach ENGELMANN's Schilderung schließlich konvergieren und zusammenfließen sollten, nach VIGNON dagegen allmählich frei auslaufen.

Angesichts der eben gegebenen Schilderung der verschiedenen Formen des Fibrillenkonus, kann man sich des Eindruckes nicht erwehren, daß es sich um tatsächliche intracelluläreFortsetzungen der Cilien, um Cilienwurzeln, handeln muß, daß somit Cilie, Basalkörper und Wurzel ein Einheitliches, eine flimmernde Einheit, darstellen.

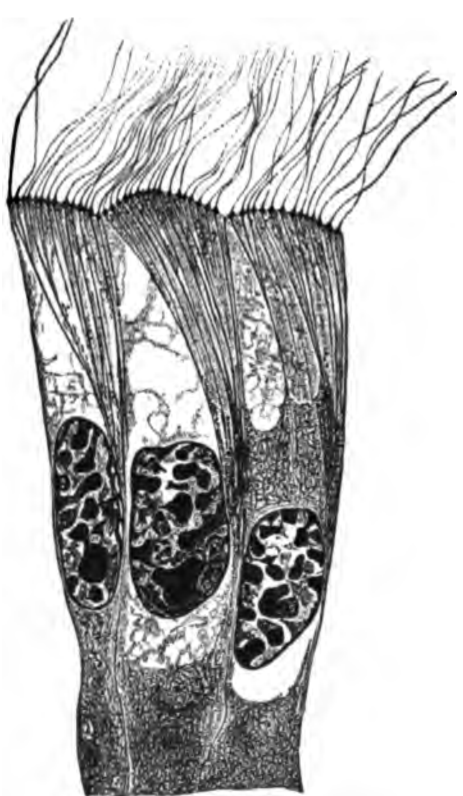


Fig. 37. Flimmerzellen aus den Lebergängen von Helix. (Nach M. HEIDENHAIN '99.)

Diese Deutung, als solche ist jedoch durchaus unhaltbar. In morphologischer Hinsicht muß immer vom neuen auf das Fehlen jeder Spur ähnlicher Bildungen bei vielen Flimmerzellenarten hingewiesen werden; ja, die vorhin geschilderten hypobasalen Strukturen, namentlich die Polsterformen derselben (vgl. Fig. 35, B—D) scheinen jede derartige Möglichkeit direkt auszuschließen. Von physiologischer Seite wurden die verschiedensten Versuche gemacht, den Wurzelfasern eine bestimmte Funktion beimZustandekommen der Flimmerung anzuweisen, wobei jedoch ein Versuch nach dem anderen fehlschlug.

Als letztes muß aber noch die Frage erwogen werden, ob wir es in den fraglichen Gebilden mit wirklichen Wurzeln, d. h. kontinuierlichen intracellulären Fortsetzungen der Cilien zu tun haben? Diese rein morpologische Frage muß als solche, ohne Zuhilfenahme und Rücksicht auf physiologische Tatsachen beantwortet werden.

Sowohl der Entdecker des Fibrillenkonus der Anodonta — ENGELMANN, als auch die neuesten Nachuntersucher — BENDA, HEIDENHAIN u. A. scheinen keinen Augenblick an dieser Kontinuität zu zweifeln. Die Abbildungen von HEIDENHAIN scheinen auch auf den ersten Blick völlig überzeugend zu sein. Als erster erhob sich gegen die Kontinuität der Cilien mit den Wurzeln APÁTHY, indem er auf Grund seiner wundervollen Goldfärbungen der Fibrillen, die ältere Hypothese ihrer nervösen Natur wieder aufnahm. Als echte

Wurzeln der Cilien, will Apáthy sehr wenig scharf differenzierte, relativ steife Einlagerungen in das Zellplasma erblicken. Die Wurzelfasern der Autoren sollen dagegen mit den Basalkörpern alterieren oder vielmehr zwischen denselben mit einem Endknöpfchen frei endigen.

Soweit man aus Apathy's Angaben und Abbildungen schließen kann, scheint auch er ebensoviel „Primitivfibrillen" zu sehen, als es Basalkörper gibt. Da aber bei der außerordentlichen Feinheit der Verhältnisse, seine Schilderung der Diskontinuität nicht über allen Zweifel erhaben ist, die angeblich nervöse Natur der Fasern mit Recht von allen Seiten stark angezweifelt wurde, so kann seinen Befunden keine entscheidende Bedeutung beigemessen werden. Es geht aber aus derselben ein für die weitere Schilderung wichtiger Punkt hervor, daß die Fibrillen des Wurzelkonus in seiner oberen Hälfte, d. h. in der Ausdehnung etwa der Hälfte der Zelle ohne weitere Teilung einander streng parallel verlaufen.

Zu ganz abweichenden Ergebnissen über die Beziehungen der Wurzelfasern zu den Flimmerhaaren, wenigstens für die eine Flimmerzellenart, die sog. Typhlosoliszellen der Anodonta und Unio, ist Gurwitsch auf Grund einer Untersuchung feiner Querschnitte durch die Zellen gelangt. Es erweist sich nun, daß in einem Querschnitt durch die Zelloberfläche die Anzahl der Basalkörper auf ca. 200—300 in jeder Zelle bestimmbar ist, die Querschnittsbilder der Wurzelfasern deren 30—40 ergeben. Es ist somit ganz ausgeschlossen, daß die Fasern des Fibrillenkonus als tatsächliche Wurzeln jedem Flimmerhaare zukommen könnten. Eine ähnliches Mißverhältnis in der Anzahl beider Gebilde ergibt übrigens auch die Betrachtung sehr feiner senkrechter Schnitte durch die Zellen, wenn man dieselben von ihrer breiten Seite betrachtet.[1]) (Fig. 36 B.)

Es dürfte damit nicht behauptet werden, daß echte, in ihrer Anzahl den Flimmerhaaren entsprechende intracelluläre Wurzeln gar nicht vorkommen. Die Bilder der Unio, welche als klassische Beispiele eines ähnlichen Verhältnisses gelten, erweisen sich jedoch als in diesem Sinne nicht verwertbar. Wie nun die einzelnen Fasern des Fibrillenkonus an ihrem freien Ende verlaufen, und ob sie in direkten Kontakt mit Basalkörpern kommen, bleibt, abgesehen von den oben erwähnten Angaben Apathy's, unentschieden.

Es ist schon den älteren Untersuchern der Flimmerzellen nicht entgangen, daß die „Flimmerwurzeln" und analoge Gebilde, keine nachweisbaren Beziehungen zum Zellkern aufweisen, vielmehr in vielen Fällen zu einem einheitlichen Faden verbunden zur Zellbasis ziehen. Ganz anderer Art sind dagegen, nach den übereinstimmenden Ergebnissen älterer Untersucher (F. E. Schulze, Bütschli, Heider, Rengel) und neueren Forschungen von Marchand, Plenge, N. H. Mayer, Prowazek, die Verhältnisse bei zahlreichen Protozoen, namentlich Mastigamöben, Flagellaten usw. In besonders überzeugender Weise wurde von Plenge der Zusammenhang der Cilie mit einem eigentümlich gestalteten, scharf begrenzten birn-

---

[1]) Die Untersuchung von Apathy u. A. wurde aus verschiedenen Gründen quer zur Achse der Typhosolis, somit von der schmalen Seite der Zellen vorgenommen. Es kommen nun dabei höchstens 8—10 Basalkörper in jeder Zelle zum Vorschein, die Konusfibrillen sind ihrerseits so dicht zusammengedrängt, daß man bei der geringsten Verschiebung der Mikrometerschraube leicht auf dieselbe Anzahl von Fasern, welche streng genommen, gar nicht in der gleichen Ebene liegen, kommt. Auch die Untersuchung der parallel zur breiten Seite der Zellen geführten Schnitte kann zu irrtümlichen Ergebnissen führen, wenn man von der Mikrometerschraube einen zu ausgiebigen Gebrauch macht.

förmigen Körper, welcher den Kern einschließt, bei den Schwärmern der Myxomyceten geschildert. (Fig. 38.)

Vereinzelte Fälle eines ähnlichen Zusammenhanges der Cilie mit dem Kern wurden von Maas, F. E. Schultze, an verschiedenen Geißelzellen der Coelenteraten geschildert. Es gehören hierher in ge-

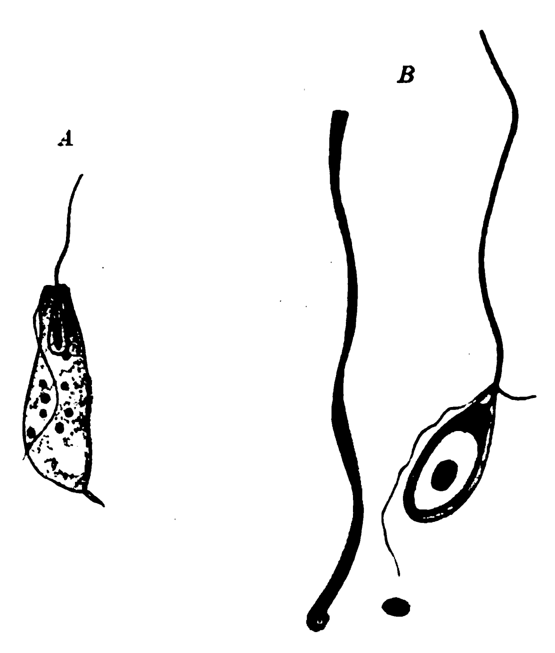


Fig. 38. Zusammenhang von Geißel und Kern bei verschiedenen Flagellaten. *A* nach Prowazek '903. *B* nach Plenge '99.

wisser Hinsicht auch die Beziehungen des Achsenfadens der Spermatiden zum Zellkern, durch welche die Umwandlungen der Spermatide in das Spermium eingeleitet werden (zuerst geschildert von Meves und v. Lenhossek, Fig. 39). Inwieweit jedoch dem Zusammenhang der Cilie mit dem Kern eine wirkliche physiologische Bedeutung zukommt, ob es sich nicht vielmehr um eine, durch räumliche Verhältnisse bedingte Anlagerung handelt, bleibt dahingestellt.

Wir haben nun versucht, in möglichst objektiver Weise den Bau und die Zusammensetzung des Flimmerapparates in seiner ganzen Mannigfaltigkeit zu schildern. Wenn wir uns nun eine Vorstellung über seine funktionelle Tätigkeit bilden wollen, d. h. nach dem Mechanismus und Zustandekommen der eigentlichen Flimmerbewegung fragen, so stehen wir vor lauter ungelösten Rätseln.

Es ist ja in der Tat kaum eine zweite Frage im weitem Gebiete der Bewegungserscheinungen der lebenden Substanz so wenig unserem Verständnisse näher getreten, als speziell dieses Problem. Wie wir in der Einleitung schon auseinandergesetzt haben, wird das Verständnis eines beliebigen Bewegungsproblems, sowohl in der organischen als unorganischen Welt, sich aus zwei Elementen zusammensetzen müssen. Das Zustandekommen selbst einer Bewegung oder Formwechsels muß notwendigerweise in einen mechanischen oder kinematischen Prozeß aufgelöst werden können. Wir müssen somit den Mechanismus des Zustandekommens des Flimmerschlagens

entweder direkt auffinden können, oder ihn vorläufig hypothetisch zu erklären suchen und zwar mit einer, möglichst wenig Prämissen und Annahmen postulierenden Hypothese auszukommen streben. Daß wir einer ähnlichen Erklärung in den anderen Gebieten der motorischen Erscheinungen der Zelle nicht mehr allzufern stehen, wird sich im weiteren ergeben. Wenn wir eine erschöpfende Darstellung der Bewegung einer Amöbe in den mannigfachen Ortsänderungen und Bewegungen ihres Ekto- und Endoplasmas geben, wenn wir die verschiedenen Strömungen im Leibe der Amöbe schildern und wenn wir den ganzen Erscheinungskomplex aus den Verhältnissen der Oberflächenspannung abzuleiten vermögen, so ist damit eine mechanische Erklärung der Erscheinung gegeben und die amöboide Bewegung unserem Verständnisse ganz nahe gerückt, weil in ihre Elemente zerlegt. Wenn wir die Kontraktion der quergestreiften Muskelfaser auf ganz typische Veränderungen ihres mikroskopischen Gefüges, an die Volumzunahme und Abplattung der anisotropen Substanz etc. zurückführen, so ist damit auch der erste Teil des Problems, der Mechanismus des

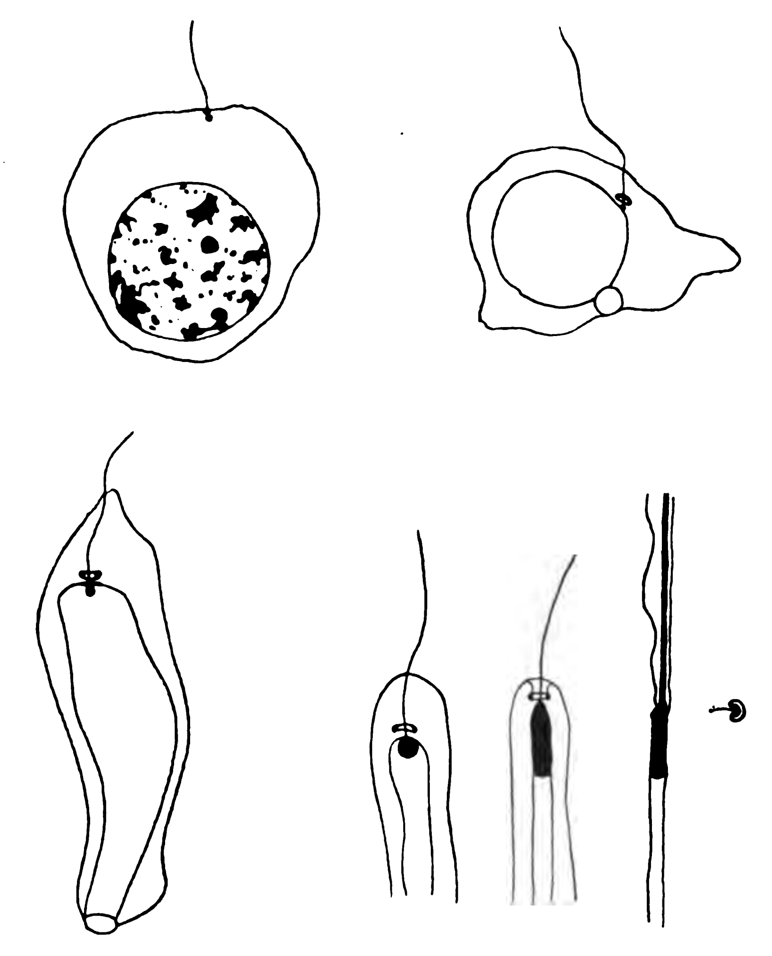


Fig. 39. Umwandlungsvorgang der Spermatide in ein Spermium bei Salamandra. (Nach MEVES '97.)

Formwechsels, aufgedeckt. Die, in dichtes Dunkel gehüllte aber völlig trennbare Frage ist nur der Ursprung der nötigen Energie, ihr Wesen und ihre Umwandlungswege.

Von der Flimmerbewegung wissen wir nur das eine: die Flimmerhaare schlagen in einer typischen, dem Wogen des Aehrenfeldes vergleichbaren Weise, sie führen

auch pendelnde, schlängelnde u. a. Bewegungen aus, sie werden von verschiedenen chemischen, thermischen, elektrischen Einflüssen in ungünstigem oder günstigem Sinne beeinflußt, sie scheinen von nervöser Beeinflussung völlig frei zu sein, und das ist alles. Von dem Mechanismus des Formwechsels einer Cilie wissen wir noch gar nichts. Der Stand unseres Wissens auf diesem Gebiete wäre, auf die Frage der amöboiden Bewegung übertragen, etwa demjenigen gleich, wenn es uns gegeben wäre, nur die äußeren, linienförmigen Konturen des Amöbenkörpers zu erblicken, ohne einen Einblick in das Innere, in die Beschaffenheit und Veränderungen des Zellkörpers gewinnen zu können.

Als erstes kommt die Frage in Betracht, vermöge welches Mechanismus oder welcher Struktur die einzelne Cilie befähigt ist, ihre Form und zwar unsymmetrisch zu ihrer morphologischen Symmetrieachse — zu ihrer Längsachse — zu ändern? Die Cilien sind samt ihren Einpflanzungsstellen — d. h. Basalkörpern etc. — für unsere Wahrnehmung völlig radiär symmetrisch gebaut und in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, im Ruhestadium senkrecht zur Einpflanzungsstelle gerichtet und gerade gestreckt. Wenn somit durch irgend einen Impuls veranlaßt, die Cilie eine Bewegung ausführt, welche in einer Krümmung ihrer Langachse nach einer Richtung besteht, und wenn sie, indem sie erschlafft, in ihre ursprüngliche symmetrische Stellung zurückkehrt, so kann nur zweierlei vorliegen: entweder wirkt auf die, ihrem Wesen nach wirklich radiär symmetrische Cilie, ein einseitiger, zu bestimmten Auslösungen führender Reiz oder Impuls — etwa einer einseitigen Belichtung gerader Pflanzenstengel mit nachfolgenden Krümmungen derselben vergleichbar — oder es sind stoffliche, räumliche Unterschiede im Aufbau der Cilie vorhanden, welche dieselbe veranlassen, auf einen symmetrisch einwirkenden Reiz in unsymmetrischer Weise zu reagieren.[1])

Die erste Annahme, ein einseitig wirkender Impuls, läßt die Möglichkeit eines Aufbaues einer Cilie aus an sich gleichartigen und regelmäßig angeordneten Einheiten zu, durch deren Veränderungen die Biegungen der Cilien erfolgen müßten.

Die zweite Eventualität zwingt uns, die Cilie als ein bilateralsymmetrisches Gebilde aufzufassen, dessen Symmetrieebene mit der gewöhnlichen Schwingungseebene zusammenfallen muß.

Die Möglichkeit eines einseitigen unsymmetrischen Impulses oder Reizwirkung von außen erscheint aus leicht zu ersehenden Gründen. unter Berücksichtigung der sehr kleinen Größenverhältnisse der Cilie, als direkt ausgeschlossen. Es bliebe somit, unter Annahme eines durchgehend gleichartigen Aufbaues der Cilie selbst, die Annahme einer Assymetrie irgendwo in der Nähe ihrer Einpflanzungsstelle in die Zelle. Diese Assymetrie müßte dabei etwa derart sein, daß durch

---

[1]) Diese Schlußfolgerung bleibt natürlich bestehen, falls man eine völlige Automatie der Cilie oder ihrer einzelnen Bausteine annimmt, es müssen dann die rhythmischen Veränderungen derselben auf irgend welche periodisch ablaufende, innere stoffliche Vorgänge zurückgeführt werden.

Es könnte anscheinend auch daran gedacht werden, daß, wie Engelmann es anzunehmen scheint, eine gewisse Radiärsymmetrie im Bau der Cilie besteht, aber sich nicht in einem Querschnitte äußert, sondern in komplizierteren räumlichen Lagerungen und Verhältnissen der einzelnen, an sich gleichartigen Bausteinen ihren Ausdruck findet, so daß die verschiedenen Teile der Cilie in einer bestimmten Aufeinanderfolge, aber in ganz identischer Weise in Tätigkeit treten und dadurch die Krümmungen erzeugen können. Diese Annahme wird jedoch hinfällig, sobald wir berücksichtigen, daß durch das Schlagen der Cilie stets ein gerichteter Strom erzeugt wird, daß somit die Arbeitsleistung in einer Richtung, diejenige in anderen übertrifft, daß z. B. die aktive Krümmung nach links, eine andere Leistung als eine nachfolgende Streckung nach rechts voraussetzt.

dieselbe die Fortleitung des von der Zelle ausgehenden Reizes oder Impulses sich auf die eine Seite des Flimmerhaares erstrecken und daselbst zur Kontraktion der anzunehmenden kleinsten kontraktilen Gebilde etc. führen mußte. Wie wenig eine derartig kompliziert und künstlich gebaute Annahme sich rechtfertigen, geschweige denn wirklich stützen ließe, erhellt ja leicht. Es käme aber schließlich auch nur auf Wortunterschiede an, da auch dabei bei Annahme einer gewissen Automatie der Cilie, das Wesentliche — die sich mit Notwendigkeit ergebende, tatsächliche bilaterale Symmetrie in der sonstigen stofflichen Beschaffenheit der Cilie ist. Es wäre aber dabei noch einem Umstande nicht Rechnung getragen, welcher alle diese Betrachtungen umwerfen muß, da ja die, im allgemeinen in bestimmter Richtung und nach bestimmtem Typus schlagenden Cilien, unter Umständen den Bewegungsmodus in einer durchgreifenden Weise ändern können. Es muß somit zugegeben werden, daß wir vorläufig nicht im Stande sind, auf Grund irgend einer, wenn auch rein hypothetisch anzunehmenden festen Struktur zu einer Vorstellung über die Art und Weise des Schlagens einer Cilie zu gelangen und namentlich unter Voraussetzung eines aktiven Formwechsels derselben.

Wenn man sich somit im allgemeinen noch als zufrieden gibt, den aktiven Formwechsel des Plasmas als ihre Kontraktilität zu bezeichnen, und unter derselben einen bestimmten Formwechsel der hypothetischen Elementarteilchen (Engelmann's Inotagmen) versteht, und wenn eine bestimmte Anordnung der Inotagmen uns über das Zustandekommen eines bestimmten Formwechsels der Muskelfaser etc. aufzuklären vermag, so muß die Ohnmacht dieser Vorstellung in Bezug auf das Schlagen der Cilie zugegeben werden. Daß die Cilie als Ganzes ein kontraktiles Gebilde ist, daß ihre Bewegung auf Kontraktion beruht, ist durchaus unbewiesen und absolut unverständlich.

Jeder Versuch, den Mechanismus der Flimmerbewegung zu erklären, muß vor allem mit der Tatsache rechnen, daß für die Mehrzahl der Cilien ein festes, architektonisches Gefüge der den Formwechsel bedingenden Teile, ausgeschlossen erscheint, da schon eine geringe Aenderung des Typus des Schlagens, eine durchgreifende Umgestaltung der Verteilung der supponierten kontraktilen Elemente zur Voraussetzung hat: wenn man gar den Versuch machen wollte, sämtliche in einer gegebenen Cilie beobachtete Formwechselmodi auf spezielle präformierte Einrichtungen zurückzuführen, so müßte in der Tat die Komplikation derartiger Konstruktionen ganz unermeßlich werden.[1])

Ein zweites, wenn auch nicht unbedingtes Postulat einer befriedigenden Hypothese, ist die Zurückführung der ungemein großen Frequenz des Schlagens der Cilien auf eine kontinuierlich und nicht periodisch tätige Ursache; wir kennen ja in der Tat keine anderen derartig häufig und rhythmisch wiederkehrenden Prozesse im Protoplasma, wie sie uns bei den, 20—30 mal pro Sekunde schlagenden Cilien, entgegentreten.

Wenn wir nun diese zwei Postulate für eine Theorie der Flimmerbewegung, mit den tatsächlichen Kenntnissen namentlich der Entstehungsvorgänge und der verwandtschaftlichen Beziehungen der

[1]) Ein ähnlicher Gedankengang findet sich auch im Referat von Pütter (Ergebnisse der Physiologie '903). (Anm. bei d. Korrektur.)

Cilien zusammenzustellen versuchen, so ergibt sich eine Hypothese über das Zustandekommen der Flimmerbewegung, welche uns vielleicht einen Schritt weiter auf diesem so dunklen und so wunderbaren Gebiete führen dürfte.

Wenn wir die den echten Cilien am nächsten stehenden, ja sogar langsame pendelnde Bewegungen ausführenden Pseudopodien, die feinen, unverzweigten Filipodien mancher Rhizopoden betrachten, so scheinen dieselben durchgehend mit zwei, für uns kardinalen Eigenschaften versehen zu sein: es ist ein mehr oder weniger scharf differenzierter, axialer Stab nachweisbar und scheinen Plasmaströmungen an der Oberfläche der letzteren nie zu fehlen. Versuchen wir nun auch ähnliche Strukturverhältnisse bei den echten Cilien zu supponieren (was z. T. durch die Angaben von Plenge, Prowazek u. A. verwirklicht zu sein scheint) (vgl. S. 58) so ergibt sich ein folgendes Bild für das Zustandekommen der Flimmerbewegung; nehmen wir an, es soll der axiale Stab mit einer ziemlich bedeutenden Elastizität versehen sein, welche demselben nicht nur ein Zurückschnellen in die ursprüngliche Gleichgewichtslage nach einer Deformation, sondern auch weitere Eigenschwingungen gestattet; sind letztere zulässig, so ist ein Teil unserer Aufgabe, das Zurückführen einer frequenten Periodizität des Formwechsels auf eine ununterbrochen wirkende Ursache gelöst, da ja das Tempo und Anzahl der Eigenschwingungen eines elastischen Körpers ausschließliche Funktionen seiner konstanten Größe, Form, Elastizität usw. sind. Es ist jedoch evident, daß unter Berücksichtigung der in der Regel gerichteten Bewegung der Cilie, das einfache Hin- und Herpendeln eines elastischen Stabes unter dem Einfluß der elastischen Kräfte derselben nicht ausreichen könnte, daß vielmehr eine häufig einwirkende, vielleicht stetige, deformierende einseitige Kraft notwendig erscheint: diese Kraftquelle soll eben unserer Annahme gemäß, durch die kontinuierliche Strömung des, den Stab umkleidenden Protoplasmas, gegeben werden: breiten sich z. B. Plasmaströme von der Basis der Cilie angefangen an einer Seite derselben (Fig. 40a) aus, so werden sie lokale Aenderungen der Oberflächenspannungen der flüssigen Hülle des Achsenstabes und als Folge derselben eine Krümmung der letzteren in einer gegebenen Ebene, dann ein Zurückschnellen und weitere Eigenschwingungen aber jedesmal mit dem Vor-

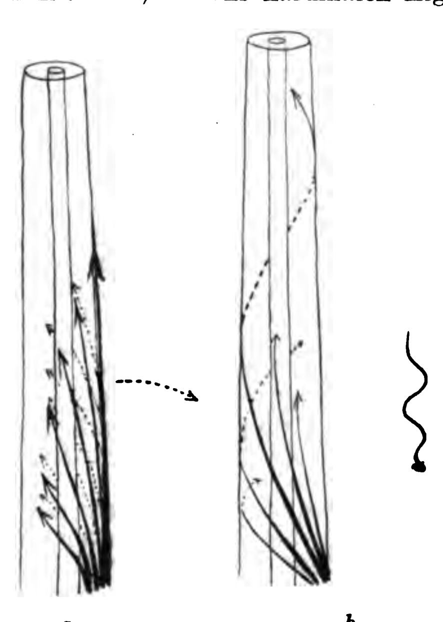


Fig. 40. Hypothetische Schemata des Zustandekommens der Flimmerbewegung verschiedener Typen.

wiegen des Schlages nach der dem Strömen ausgesetzten Seite, kurz ein regelmäßig periodisches, gerichtetes Schlagen nach dem einfachsten Pendeltypus, erzeugen.

Erfolgen die Plasmaströmungen in einem beliebigen spiraligen Typus (Fig. 48 b) (welcher ja bei vielen pflanzlichen Strömungen, z. B. Charazellen verwirklicht ist, so werden die Bewegungstypen der Cilie ins Unendliche variieren können. Es ist leicht einzusehen und muß als großer Vorzug der Hypothese betrachtet werden, daß die Geschwindigkeit der Plasmaströmungen eine beliebig geringe sein kann, da ja das Tempo des Schlagens nicht durch dieselben, sondern durch die Elastizität des Achsenstabes bedingt wird und durch Zu- resp. Abnahme der letzteren entsprechend modifiziert werden kann.

Durch das Heranziehen der Plasmaströmungen zur Erklärung der Flimmerbewegung, wird auch gleichzeitig am ehesten dem biologischen Charakter der letzteren, Rechnung getragen, wie er namentlich im Verhalten der Protisten zu Tage tritt; es scheint ja, in der Tat, eine außerordentlich schwierige Aufgabe zu sein, die nachweisbare Automatie des Schlagens der isolierten Flimmerelemente der Protozoen mit der so ausgiebigen Anpassung der Bewegungsrichtung und Charakters an die jeweiligen Bedürfnisse des ganzen Organismus (vgl. Teil IV) in Einklang zu bringen; es dürfte dagegen keine besondere Schwierigkeit bereiten, die Richtungen der gewöhnlichen Plasmaströmungen an der Oberfläche der Cilien, in ähnliche Beziehungen zu äußeren, vorwiegend chemischen Einflüssen zu setzen, wie es mit so großem Erfolg für den eigentlichen amöboiden Formwechsel geschehen ist.[1])

Die zweite, für die Erklärung des Zustandekommens der Flimmerbewegung in Betracht kommende Möglichkeit fand jederzeit nur wenige Anhänger: die Cilien wären nach dieser Ansicht nicht aktiv tätige, kontraktile Gebilde, sondern passiv in Bewegung gesetzte, biegsame Plasmafäden; als Vergleich wird dabei stets an das Verhalten der biegsamen Weidenruten gedacht, welche man durch geringe Bewegung der Hand in lebhafte Schwingungen versetzen kann.

Jede nähere Begründung dieser Annahme, welcher sich von den neueren Autoren nur Benda anschließt, scheitert an zahlreichen Schwierigkeiten. Es muß ja zunächst an ziemlich mächtige im innern des Zellkörpers gelegene Motore gedacht werden, welche die nötige Erschütterung der Cilien zustande bringen könnten.[2]) Ein eingehendes Studium des lebenden Objektes führt jedoch Engelmann und mehrere andere Autoren zum Ergebnis, daß entgegen den älteren Angaben, der Zelleib, Zellkern, Wurzelfasern etc. auch bei lebhafter Schwingung der Cilien absolut unbeweglich bleiben. Durch ältere Versuche und Beobachtungen von Nussbaum, Bütschli, Verworn u. A. und neuere eingehende Experimente von Balbiani, Peter u. A. wurde außerdem

[1]) Die hier näher ausgeführte Hypothese über das Zustandekommen der Flimmerbewegung hat vielfache Berührungspunkte mit der bereits von Verworn ausgesprochenen Vermutung von der Notwendigkeit der räumlichen Sonderung elastischer und kontraktiler Elemente und namentlich mit der von Lancaster vertretenen Ansicht, daß „an elastic filament must be present in all cilia and other formes of contractile protoplasma", die Bewegung soll dagegen vom begleitenden Protoplasma erzeugt werden. Aehnliche Ansichten Bütschli's werden von Plenge angeführt.

Anm. bei der Korrektur: Vgl. auch das Referat von Pütter, Ergebnisse der Physiologie. Bd. 2.

[2]) Wenn man z. B. die Plättchen der Ctenophoren in Betracht zieht.

der Nachweis erbracht, daß auch Zellfragmente, welche aus einem Cilienbüschel mit nur geringen Mengen anhaftenden Zellplasmas bestehen, noch lebhafte Flimmerbewegungen auszuführen vermögen. Die, von vielen Autoren vertretene Ansicht, nach welcher die Wurzelfasern durch ihre Kontraktion einen Zug auf die Basalkörper und dadurch eine Erschütterung der Cilien hervorrufen sollten, erscheinen somit ganz haltlos.

Wenn man einen Motor einer Cilie außerhalb derselben suchen will, so kann er nur noch im Basalkörper oder in der Nähe desselben, in dem hypobasalen Plasma gelegen sein. Diesem, aus den Experimenten der Merotomie sich ergebendem Gedankengange folgend, haben nun in neuerer Zeit mehrere Forscher die Hypothese aufgestellt, nach welcher in den Basalkörpern oder Cilien das motorische Centralorgan, das „kinetische Centrum" der Flimmerbewegung zu suchen wäre.

Es ist im Laufe weniger Jahre eine ganze Literatur über diese Frage entstanden, eine Literatur, welche uns leider nur allzu deutlich zeigt, wie sehr in der biologischen Forschung gegen das erste Postulat jeder erfolgreichen Untersuchung, einer präzisen und klaren Fragestellung gesündigt wird.

Bevor man überhaupt an die Frage herantritt, ob in den Basalkörpern ein motorisches Centrum, ein Motor für die Flimmerbewegung zu erblicken wäre, müßte man vor allem darüber einig werden, ob die Cilien aktiv kontraktile oder passiv bewegliche, einer biegsamen Rute vergleichbare Gebilde sind. Es ist ja einleuchtend, daß nur im letzteren Falle von einem wirklichen Motor die Rede sein kann, daß dagegen eine, zum aktiven Formwechsel befähigte, Cilie eines eigentlichen Motors nicht bedarf und darin etwa einer Muskelfaser vergleichbar wäre. Um dieser scharfen Formulierung zu entgehen, haben schon die ersten Autoren auf diesem Gebiete — v. Lenhossek und Henneguy — den ganz unbestimmten, daher auch nichtssagenden Ausdruck des motorischen oder kinetischen Centrums eingeführt. Das Verhältnis der Cilie zu ihrem Basalkörper wäre demnach etwa demjenigen einer Muskelfaser mit der hinzugehörenden Nervenfaser, zu der Centralganglienzelle gleich zu setzen. In ähnlicher Weise, wie von der letzteren ein Impuls durch die Nervenfaser auf die Muskelfaser übergeht und wie dann vermöge der Beschaffenheit der Muskelfaser eine Kontraktion derselben erfolgt, müßte auch vom Basalkörper ein Impuls der Cilie übermittelt werden.

Obwohl diese Formulierung des Ausdruckes „motorisches Centrum" von ihren Urhebern nie durchgeführt wurde, scheint sie doch die einzige sinngemäße zu sein, es muß somit mit derselben operiert und bei jedem Versuche die Basalkörper als „kinetische Centren" aufzufassen, diese Formulierung im Auge behalten werden. Eine weitergehende Bedeutung des Basalkörpers als „kinetischen Centrums" für das Flimmerhaar, dürfte etwa so vorzustellen sein, daß die vom selben an die einzelnen Bausteine der Cilie ausgehenden Impulse, das Tempo, die Aufeinanderfolge usw. der Kontraktion der einzelnen Inotagmen, kurz die Art und Weise der Kontraktion der Cilie bestimmen. Es müßte demnach im Basalkörper ein Komplex einzelner, den Ganglienzellen vergleichbarer autonomer Einheiten anzunehmen sein, welche durch einzelne, isolierte Leitungen mit den einzelnen Inootagmen verbunden wären, kurz, die komplizierte Einrichtung eines Centrums der Medulla oblongata mit der dazu gehörigen Muskelgruppe. Daß diese Vorstellung, welche die streng logische Konsequenz aus der Begriffsbildung eines „motorischen Centrums" darstellt, zu ganz phantastischen, undenkbaren Verhältnissen, zu wahren „Einschachtelungstheorien" führen muß, bekräftigt von neuem das oben geäußerte Bedenken gegen den so unkritisch gefaßten Begriff des „kinetischen Centrums".

Bleiben wir somit bei der ersten, einfacheren Annahme und beschränken wir uns auf die Auffassung des „motorischen Centrums" als einfachen Reizauslöses, welcher nur den Impuls für die im übrigen ganz automatisch ablaufende Kontraktion der Cilie abgibt, so müssen zunächst die Beweise für diese Annahme oder wenigstens die Wahrscheinlichkeit einer solchen geprüft werden. Da, wie wir bereits gesehen haben, die Cilie je nach Umständen ihren Bewegungsmodus zu ändern vermag und eben diese Fähigkeit derselben jeder, Auffassung des Baues der Cilie soviel Schwierigkeiten entgegensetzt, so wird der vom Basal-

körper unserer letzten Annahme gemäß abgegebene Impuls nur als ein auslösender Reiz wirken können, für das Ablaufen der Kontraktion, für die Richtung derselben usw. dagegen ganz belanglos sein. Hält man mit PETER, VERWORN u. A. die Cilie für ein völlig autonomes Gebilde, so könnte der periodisch auftretende Impuls seitens des Basalkörpers, nur als ein, im selben spontan und periodisch auftretender Reizzustand gedacht werden. Wir sind aber bis jetzt auf Grund zahlloser physiologischer Erfahrungen gewöhnt, Reizauslösungen nur da zu sehen, wo der Reizeffekt stets gleich ausfällt. Da jedoch das Schlagen der Cilie, je nach Umständen, sehr verschieden ausfällt, so ist die Möglichkeit einer einfachen Reizauslösung seitens des Basalkörpers ausgeschlossen; es führt auch diese Annahme zu gleichen unmöglichen Schlüssen, wie wir sie bei der Vorhergehenden sahen.

Verzichtet man dagegen auf die völlige Autonomie des Flimmerapparates und läßt denselben mit VIGNON u. A. in irgend einer Weise vom Zelleib beeinflußbar sein, so könnte der Basalkörper nur als Reizvermittler zwischen Cytoplasma und Cilie denkbar sein. Diese seine Rolle als „Reflex- oder Sinnesorgan" wäre immerhin denkbar, wenn nicht eben die hypothetische Beeinflussung der Cilie vom Zelleib sich in einem atypischen Verhalten der ersteren äußern müßte. Wenn die Cilien einer Zellenreihe auf einen Reiz hin plötzlich ihren Rhythmus oder gar ihre Schwingungsebene oder Schwingungstypus ändern und diese Aenderung vom Zellleibe ausgehen soll, so ist ein vermittelndes Reflexorgan nicht nur nicht fördernd, sondern fast undenkbar, da ja das Typische an jedem Reflexe eben sein automatisches Ablaufen, ganz unbekümmert um die Art des Reizes, analog der „spezifischen" Energie einer Sinneszelle ist.

Ist somit der Flimmerapparat als ein in seiner Funktion völlig autonomes Gebilde zu betrachten, so ist ein lokalisierter Motor nach dem oben S. 79 Auseinandergesetzten nicht nur schwer vorstellbar, sondern direkt komplizierend. Tritt man dagegen der, mit trifftigen Gründen vertretenen Ansicht VIGNON's bei, so ist ein derartiges „motorisches Centrum", welches nur als Reflexorgan denkbar ist, unmöglich.

Wie ist nun die Lehre vom „kinetischen Centrum" entstanden?

Es stehen als Hauptstütze desselben einerseits die oben angeführten Experimente PETERS obenan. Wenn man sogar den strengen Beweis für erbracht hält, daß die Anwesenheit der Basalkörper, und zwar nur derselben, für das Schlagen der Cilie notwendig ist, so läßt sich natürlich kein eindeutiger Schluß daraus ziehen, da ja die Bedeutung der Basalkörper auch in anderen Momenten zu suchen wäre und es sich ebensowohl um ein „Atemcentrum", „Ernährungscentrum" für die Cilie handeln könnte. Läßt sich ja nicht einmal der notwendige Nachweis erbringen, daß die Cilie sofort nach Entfernung des Basalkörpers still steht, daß sie nicht, wenn auch sehr kurze Zeit und schwach, noch weiter beweglich ist, und was das Wichtigste ist, daß nicht durch operative Entfernung des Basalkörpers auch die Cilie als solche in ihrer Integrität stark beschädigt wird.

Abgesehen davon, daß die aus den Experimenten der Merotomie, wie denen von PETER, gezogenen Schlüsse nie eindeutig sein können, lassen sich gewichtige Gründe gegen die vorgebrachte Auffassung des Basalkörpers als „kinetischer Centren" anführen. Die, hauptsächlich von VIGNON vorgetragenen Beweise des Fehlens von Basalkörpern in manchen Flimmerzellen und Geißeln verschiedener Flagellaten, lassen sich allerdings in positivem Sinne nicht verwerten, da das Fehlen einer morphologisch nachweisbaren Sonderung innerhalb des Flimmerapparates, die Möglichkeit einer funktionellen Differenzierung desselben nicht ausschließt. Wohl läßt sich jedoch eine merkwürdige Beobachtung von KÖLSCH in Verbindung mit den genauen Angaben von N. H. MAYER als völlig beweisende Widerlegung der Auffassung des Basalkörpers als „kinetisches Centrum" anführen: wie bereits oben geschildert (vgl. auch Fig. 43b) besitzen die Cilien des Infusors Paramaecium, deutliche unter dem Alveolarraum gelegene Basalkörper; unterwirft man nun die Paramaecien einer starken Pressung, so werden einzelne Waben des Alveolarsaumes kolossal aufgetrieben und die Pellikula mit den aufsitzenden Cilien von der Unterlage, somit auch von den Basalkörpern, völlig getrennt (KÖLSCH); die völlige Loslösung der Cilien von ihren tiefgelegenen Basalkörpern macht sich u. A. durch die freie Wanderung derselben an der Pellikularoberfläche, Gruppierung zu einzelnen dichten Büscheln usw. geltend; das lebhafte Schlagen der Cilien erleidet aber dadurch durchaus keine Beeinträchtigung. Es ist somit ein schlagender eindeutiger Gegenbeweis zu den Ergebnissen der Merotomie geliefert.

Wenn wir somit Letzteren nicht gelten lassen können, so bleiben noch die Angaben über die Herkunft der Basalkörper aus den Centrosomen, deren Bedeutung als wirklicher „kinetischer Centren" der Zellen über alle Zweifel gehalten zu werden pflegt.

Wenn wir die Frage nach der wirklichen Natur und Bedeutung der Centro-

somen vorläufig unberücksichtigt lassen und uns auf die Untersuchung ihrer genetischen Beziehungen zu den Basalkörpern beschränken, so liegen im wesentlichen folgende Angaben vor:

1. Durch die Untersuchungen von Meves, v. Lenhossek u. m. A. ist die wichtige Tatsache festgestellt worden, daß der Achsenfaden der Spermatide aus dem Polkörper der letzten vorangegangenen Mitose, somit aus einem echten Centrosom hervorsprießt und sich mit einer echten Cilie ganz identisch verhält. Daß die Polkörperchen auch während der Mitose lange Cilien aussenden können, wurde zur Evidenz von Henneguy und Meves gezeigt. (Fig. 25.)

Dieser Tatsache reihen sich in gewisser Hinsicht auch die Befunde von Zimmermann an, welcher von den sog. Diplosomen vieler Epithelien (nach der Deutung der Mehrzahl der Autoren sind die Diplosomen echte Centralkörper resp. Centrosomen) eine freie Geißel hervorsprießen sah (vgl. III. Teil). Bei der Feinheit der Verhältnisse läßt sich allerdings der Nachweis nicht erbringen, daß die „Centralgeißel" tatsächlich schwingt, somit einer Cilie gleichzustellen sei. Henneguy und v. Lenhossek haben nun gleichzeitig und voneinander unabhängig die Vermutung ausgesprochen, daß die Basalkörper der Flimmerzellen mit den Centralkörpern identisch seien, und was noch wichtiger sein soll, aus dem ursprünglichen in Einzahl vorhandenen Centralkörper durch Teilung entstanden sein sollten.

Positive Befunde zur Stütze dieser Hypothese liegen vorläufig nicht vor: die einzige diesbezügliche Beobachtung Benda's bezieht sich auf Objekte, von denen man nach seiner eigenen Angabe nicht mit Bestimmtheit sagen kann, ob es sich um progressive oder regressive Stadien handelt. Benda beschreibt zwischen dem Kern und der freien Zelloberfläche Haufen von Körnchen, die er durch Fragmentierung aus dem Centrosoma entstehen und dann an die freie Oberfläche wandern und sich daselbst „phalanxartig" anordnen läßt. Die einzelnen Stadien dieses Vorganges lassen sich jedoch nicht direkt verfolgen. Es handelt sich übrigens, wie Benda selbst hervorhebt, meistens um pathologische Gewebe.

Die histogenetischen Untersuchungen von Gurwitsch führen zu wesentlich anderen Ergebnissen: Das erste Auftreten der zukünftigen Basalkörperreste äußert sich in den untersuchten Epithelien in der Ausbildung einer anfangs homogenen, später wabig gebauten „Crusta", in den Knotenpunkten der Waben entstehen durch Verdickung derselben ganz allmählich Basalkörper, aus welchen schließlich die Cilien hervorsprossen. Irgend welche Beziehungen der Basalkörper zum Diplosom lassen sich nicht nachweisen. Auch in anderen Fällen — in den Epithelien der Tela chorioidea des Salamanders, in welchen der Flimmerbesatz höchst unregelmäßig auftritt, spricht Nichts für die Abstammung der Basalkörper aus einem Centralkörper, durch wiederholte Teilungen des letzteren (s. Fig. 30).

Es verdienen aber andererseits die von v. Lenhossek geltend gemachten Erwägungen eine nähere Analyse. v. Lenhossek hebt zunächst hervor, daß in den Flimmerzellen nie Centrosomen gefunden werden — und zwar im auffallenden Gegensatze zu den benachbarten Zellen. Auch sollen Mitosen der Flimmerzellen bis jetzt unbekannt sein. Gurwitsch konnte sogar den Nachweis erbringen, daß die, in den Vorstadien der Entwicklung in den noch flimmerlosen Zellen vorhandenen Diplosomen mit dem Auftreten des Flimmerbesatzes verschwinden.

Diese Einwände können jedoch einer theoretischen Erörterung der Frage nicht standhalten.

Ist das Centrosom tatsächlich ein „kinetisches Centrum" der Zelle im Gegensatz zu dem sich motorisch passiv verhaltenden Zellplasma, so ist die Abstammung eines neuen Centrosoma durch Teilung des alten, ein direktes Postulat (Boveri, v. Beneden). Sehen wir eine Entstehung de novo von zahlreichen Basalkörpern, welche morphologisch mit den in der gleichen Zelle anwesenden Diplosomen völlig identisch sind und trotzdem nicht aus demselben entstehen (Fig. 30), so muß eo ipso der Gedanke an ihre „motorische" Natur aufgegeben werden.

Die Aufstellung eines „kinetischen Centrums" für eine schlagende Cilie und namentlich das Verlegen desselben in den Basalkörper, erscheint somit als ein in jeder Hinsicht unhaltbarer Gedanke. Ueber die wahre Bedeutung der Basalkörper sind wir völlig auf Hypothesen angewiesen; Gurwitsch vermutete in denselben einen Stoffvorrat zum Nachwuchs der sich abnutzenden Cilien; mehr Berechtigung verdient wohl die Vermutung von Eismond, welcher in ihnen einfach Befestigungsvorrichtungen der Cilien erblickt; er könnte dieses Moment namentlich in Betracht kommen, wenn wir die Basalkörper in spezielle Be-

ziehung zum elastischen Achsenfaden der Cilie setzen (s. o.). Es wären unter diesem Gesichtspunkte, die nicht schlagenden Cilien der Bürstenbesätze samt ihren Basalkörpern, dem nackten Achsenfaden, dem elastischen Apparate der Cilie gleichzusetzen; inwieweit jedoch diese Vermutung den Tatsachen entspricht, wird erst zu ermitteln sein.

Begriff der Kontraktilität.

Seit A. v. Haller die Kontraktilität und Irritabilität als die Kardinalphänomene des Lebenden bezeichnet hatte, wird mit diesen Begriffen in der Biologie entschieden Mißbrauch getrieben. Mit Recht wurde schon vor längerer Zeit von Sachs betont, daß der Name „Kontraktilität" für die Fähigkeit des Plasmakörpers seine Gestalt zu ändern, wenig für das Verständnis der Vorgänge bietet; „die bewegenden Kräfte unter dem Namen der Kontraktilität zusammenzufassen ist kein Gewinn für die Wissenschaft, solange man die Vorstellung davon nicht genauer zu definieren vermag".

Es ist ja zunächst evident, daß schon die Definition der Kontraktilität eine ganz ungenügende und nichtssagende ist, da sie weder das Lebende vom Unbelebten zu trennen vermag, welches ja auch unzählige Beispiele von Formwechsel aufzuweisen hat, noch auf den Kernpunkt der Frage eingeht, welcher sich aus folgenden Betrachtungen ergibt: da das Phänomen des Formwechsels an sich nichts, dem Lebenden eigenes bietet, so müßten die begleitenden Umstände oder die erzeugenden Ursachen beider Formwechselarten darauf geprüft werden, ob ein prinzipieller, durchgreifender Unterschied zwischen Organischem und Anorganischem sich aufdecken läßt: die als erstes in die Augen springende Spontaneität der ersteren, erweist sich bei näherer Betrachtung selbstredend als eine Selbsttäuschung, da ja auch die „spontane" Bewegung Ursachen voraussetzt und die Unterscheidung von inneren und äußeren Ursachen, abgesehen von ihrer konventionellen Natur, den gesuchten Unterschied nicht ergeben könnte, da ja auch der anorganischen Bewegung „innere" Ursachen zugrunde liegen können. Es ist daher das einzig Richtige, das Unterscheidungskriterium in den möglichen maschinellen, mechanischen Bedingungen der beiden Bewegungsarten zu suchen; soll sich ergeben, daß die Bewegung des Lebenden Energienkonstellationen voraussetzt, welche im Anorganischen nicht vorkommen.[1]) so dürfte damit das Gesuchte in vollem Maße gefunden sein. Die Tatsache allein, daß es sich um Bewegungserscheinungen, d. h. um mechanische Phänomene handelt, muß schon genügen, um jeden Versuch, aus der möglichen Eigenart der Bewegung des Lebenden einen prinzipiellen Gegensatz, ein vitales Geschehen zu konstruieren, zurückzuweisen. Ein Gegensatz zwischen Vitalismus und Mechanismus wird auf dem Gebiete der Bewegungsursachen und Bewegungsbedingungen nie und nimmer auftauchen dürfen.

Da wir nun von Kraftkonstellationen sprechen, welche für die Bewegungen des Lebenden sich als spezifisch erweisen dürften, so stellt sich ja vor allem die Frage, woraus wir die Sicherheit schöpfen könnten, daß eine ähnliche Konstellation von Kräften nicht auch in anorganischer Natur vorkommt? Daß jede denkbare mechanische

---

[1]) Wenn auch theoretisch denkbar sind.

Kräftekombination theoretisch in unserer Hand liegt, ist ja evident; die Spezifizität der fraglichen Erscheinungen kann somit nur in dem Falle offenbar werden, wenn ihre Untersuchung Bedingungen ergeben wird, welche sonst, abgesehen von der kontraktilen Substanz nicht verwirklicht sind. Diese Bedingungen könnten nur in der Struktur oder Architektur des Lebenden liegen.

Die Untersuchung der Bewegungserscheinungen ist somit, im Gegensatz zu vielen anderen vitalen Phänomenen, eine reine Strukturfrage und muß aus der Erkenntnis der Energiearten und der Struktur des Substrates in erschöpfender Weise durchgeführt werden können. Der Satz läßt sich auch umkehren, indem man übereinkommt, nur denjenigen Formwechsel als „Kontraktion" zu bezeichnen, welcher eine spezifische Struktur des Beweglichen voraussetzt und nicht einfach aus seinem Aggregatzustande abgeleitet werden kann.

Wenn wir die Gesamtheit der Erscheinungen des Formwechsels der Zellen oder der Zellteile betrachten, so läßt sich zweckmäßigerweise eine folgende Einteilung derselben durchführen: 1. der Gestaltwechsel geschieht stets und nur nach bestimmten Richtungen, oder 2. es läßt sich eine solche nicht nachweisen. Wir haben die erste Art des Formwechsels als „polar", die zweite als „apolar" unterschieden; als klassisches Beispiel der ersteren mag die Kontraktion der Muskelfasern, der zweiten die amöboide Bewegung angeführt werden.

Die Polarität der ersteren wird noch evidenter, wenn man folgendes berücksichtigt: da das Protoplasma wie jede Flüssigkeit als inkompressibel angesehen werden muß (was sich an den Muskelkontraktionen experimentell bestätigen läßt), so muß eine Verkürzung eines Durchmessers eine entsprechende Verlängerung des zu ihr senkrechten zur Folge haben. Wenn man somit die Formveränderungen einer spindelförmigen Muskelzelle bei der Kontraktion als Verkürzung des langen und Verlängerung des kurzen Durchmessers schildert, so ist die eine Erscheinung nur eine passive Folge der anderen. Die Muskelkontraktion ist somit nicht nur ein polarer, sondern sogar ein unipolarer Formwechselvorgang.

Der apolare Formwechsel der Zellen tritt uns in der mannigfachsten Weise und weitesten Verbreitung entgegen und wurde bereits in ausführlicher Weise in den Kapiteln über amöboide Bewegung geschildert. Unzählige Bewegungsvorgänge innerhalb der Zellen — sei es Plasmastörung, sei es Volumänderung einer, nach außen sich entleerenden kontraktilen Vakuole, werden ziemlich kritiklos unter das gemeinsame Schema der Plasmakontraktion subsumiert. Es wird nun unsere Aufgabe sein, auf die Frage einzugehen, ob diesen apolaren Bewegungen Bauverhältnisse oder Vorrichtungen zugrunde liegen, welche die von uns vorhin aufgestellten Kriterien der „Kontraktilität" zu erfüllen imstande sind.

Ein bis jetzt schier unanfechtbares Dogma scheint für die meisten Biologen die prinzipielle Gleichartigkeit der Vorgänge des apolaren mit dem polaren Formwechsel zu sein. Plasmaströmung, amöboide Bewegung, Flimmerbewegung, Muskelkontraktion, wären demnach graduelle Abstufungen einer prinzipiell einheitlichen Kontraktilitätseigenschaft des Protoplasmas. Die Hauptstütze für diese Auffassung wird durch das Fehlen scharfer Grenzen zwischen den einzelnen Bewegungsarten geliefert: „da die Plasma- und Flimmerbewegung durch alle Uebergänge unter sich und mit der Muskelbewegung verbunden sind, muß dasselbe Erklärungsprinzip bei allen Anwendung finden können" (Engelmann). Solche angebliche Ueber-

gänge zwischen Protoplasma- und Muskelbewegung wurden von ENGELMANN zusammengestellt: die Leibessubstanz (Cortikalschicht) vieler Infusorien, die Tentakeln der Acineten, embryonale Muskelzellen höherer Tiere, Endothelzellen mancher, namentlich junger Kapillaren. Diese, und andere Beispiele sind jedoch nichts weniger, als beweisend: abgesehen davon, daß es sich nicht um ein tatsächliches ontogenetisches Geschehen, einen direkten Uebergang von einem Mechanismus in einen anderen, sondern nur um Analogien handelt, werden ja gerade diejenigen Bewegungserscheinungen des Protoplasmas, welche durch eine weite Kluft von Muskelkontraktionen getrennt bleiben, — Plasmastörung und amöboide Fortsatzbildung — zum Vergleich gar nicht mit herangezogen.

Es muß nun durch eine genauer durchgeführte Untersuchung gesucht werden, Klarheit darüber zu verschaffen, ob die verschiedenen Bewegungsarten des Plasmas in der Tat als nur graduelle Abstufungen desselben Prinzipes oder Mechanismus gelten können. Für die gegenseitigen Beziehungen der amöboiden Fortsätze und der Flimmerhaare wurde dieser genetische und funktionelle Zusammenhang ohne weiteres zugegeben (s. S. 76—77). Um desto tiefgreifender erwies sich schon der bisherigen Betrachtung die prinzipielle Differenz zwischen Flimmerbewegung und Muskelkontraktion, eine Differenz, welche nun zu einer, wie wir glauben, unüberbrückbaren Kluft wird, sobald man die Plasmaströmungen, — den apolaren Formwechsel, mit Muskelbewegungen vergleicht.

Bevor wir zur Untersuchung der einzelnen, in Betracht kommenden Formen übergehen, muß ein wohl ausschlaggebendes Moment rein biologischen Charakters für die prinzielle Verschiedenheit beider Bewegungsarten angeführt werden. Indem die Bewegung eines jeden Muskels oder einer einzelnen Muskelfaser durchaus eindeutig, nicht variabel ist, kann eine zweckentsprechende Kontraktion einer solchen oder einer ganzen Muskelgruppe entweder durch eine feste, ein für alle Male bestimmte Reflexanordnung oder durch einen centrifugalen Impuls von einem nervösen Centrum ausgehen; in beiden Fällen wird die biologisch wichtige Reizentstehung speziellen Organen, sei es der Körperoberfläche, sei es centralen Ganglienzellen, nicht aber der Muskelfaser als solcher zugewiesen; indem die letztere durch einen, als Teilerscheinung einer ihr völlig fremd bleibenden Kombination einzelner Empfindungen oder Reizimpulse auf fixen Bahnen ihr zufließenden Reiz veranlaßt, eine Kontraktion auslöst, bleibt sie dem direkten Einfluß oder Beziehung zur Außenwelt völlig entzogen; es ist daher auch selbstverständlich, wenn wir erfahren, daß der Kontraktionsmechanismus einer Muskelzelle oder Muskelfibrille in ihr in einer festen, nicht variablen Form präformiert ist.

In einem ganz anderen Lichte erscheint uns dagegen die amöboide Bewegung einer nackten Zelle, z. B. eines Rhizopoden; daß jeder, auch der geringste Gestaltwechsel, jedes Ausstrecken und Einziehen eines Pseudopodiums auf äußere Reize hin erfolgt und demselben vollständig angepaßt ist, dürfte jeder vorurteilsfreien Betrachtung evident erscheinen; die zweckentsprechende Bewegung einer großen Anzahl filiformer Pseudopodien eines Orbitholites ist zudem zum mindesten ebenso kompliziert, wie die Bewegung einer Muskelgruppe beim Ergreifen eines Nahrungsbissens durch eine muskulöse Extremität; ja noch mehr: erstere ist im Gegensatz zur letzteren

ganz atypisch, infolgedessen noch viel komplizierter. Es wäre nun etwas ungeheuerliches, wollte man durch den Standpunkt der Muskelphysiologie befangen, bei einem Rhizopoden eine reizperzipierende Funktion der Körperoberfläche annehmen, wobei die einzelnen, örtlich streng zu scheidenden Reize durch isolierte Leitungsbahnen zentripetalwärts zu einem supponierten Centralorgan (Ganglion?) und von da aus wiederum isoliert, centrifugalwärts zu den entsprechenden kontraktilen Plasmaelementen fortgeleitet werden müßten!

Der auf einen gewissen Bezirk der Körperoberfläche eintreffende Reiz muß vielmehr direkt und unvermittelt eine zweckdienliche Gestaltänderung des betreffenden Plasmabezirkes erzeugen können; da jedoch die einzelnen möglichen und auch tatsächlich vorkommenden Gestaltänderungen eines gegebenen Bezirkes, nicht nur quantitativ (der Intensität nach), sondern auch qualitativ (z. B. der Richtung nach), verschieden ausfallen, was mit einer Vorstellung eines Reizes unverträglich ist, so ist der Einfluß der Körperoberfläche nicht etwa als reflektorisch tätiger Reiz für die betreffende Bewegung, sondern als eine Ursache desselben, d. h. ein, den Sinn und Charakter der betreffenden Bewegung bestimmender mechanischer Faktor zu betrachten; es ist daher direkt undenkbar, ähnlich wie bei Muskelkontraktion, auch den apolaren Formwechsel des Plasmas auf einen inneren Mechanismus desselben zurückführen zu wollen, woraus sich schon ein prinzipieller Unterschied beider Arten ergibt.

Das entscheidende Eingreifen der Oberfläche für den apolaren Formwechsel wurde sowohl von den älteren Autoren, welche wie de Bary, M. Schultze, Pfeffer u. A. die Morphologie der amöboiden Bewegung in klassischer und erschöpfender Weise schilderten, wie auch von Engelmann in seinem bekannten Versuch, theoretische Vorstellungen über das Wesen des plasmatischen Formwechsels zu begründen, vollständig ignoriert. In ähnlicher Weise verfuhren auch die Histologen, welche in der faserigen oder retikulären Struktur des amöboiden Protoplasmas die morphologische Grundlage für den amöboiden Formwechsel gefunden zu haben glaubten (Fromann, Heitzmann, Flemming, v. Beneden, Carnoy, namentlich aber M. Heidenhain, vgl. S. 50 ff.).

Um desto größer ist das Verdienst derjenigen Biologen anzuschlagen, welche, wie zuerst wohl Berthold, Bütschli, der Physiker Quincke, dann Verworn, Rhumbler, Jensen, die Erscheinungen des apolaren Formwechsels auf die Wirksamkeit der Wechselbeziehungen der Plasmaoberfläche zum umgebenden Medium, resp. auf die entsprechenden Veränderungen der ersteren zurückzuführen versuchten.

Von dem aprioristischen Glauben in die Einheit des Prinzips sämtlicher Plasmabewegungen geleitet, verfallen jedoch einige dieser Autoren, namentlich Verworn und Jensen, in ein anderes Extrem, indem sie auch den Formwechsel des Muskels von dem neu gewonnenen Standpunkte zu beurteilen suchten, ohne daß ein wirklicher Tatsachenzwang dazu vorzuliegen scheint.

Wenn wir uns nun den Standpunkt des ältesten Theoretikers auf dem Gebiete des plasmatischen Formwechsels, Th. Engelmann's, zu vergegenwärtigen versuchen, so kommen hauptsächlich folgende Annahmen in Betracht.

Die ultramikroskopische, von Engelmann postulierte Einheit ist das „Inotagma“, ein, aus einer bestimmten Molekülgruppierung auf-

gebauter Komplex. Diesem „Inotagma“ würde konsequenterweise in der Eigenschaft der „Kontraktilität“ dieselbe Rolle zufallen, wie etwa dem Atom oder Molekül in der Bestimmung der chemischen Natur des Körpers. Ebensowenig wie man bei der Atomhypothese um die materielle Existenz von solchen sich kümmern kann, sondern dieselben nur als Abstraktion aus einem stets in der gleichen Weise zurückkehrenden Komplexe von Eigenschaften auffaßt, wird auch ein Inotagma sich nur auf rein induktivem Wege aufstellen und aufrechterhalten lassen.

Die Vorzüge der ENGELMANN'schen Hypothese scheinen auf den ersten Blick eben darin zu liegen, daß bei Annahme von recht einfachen Eigenschaften der Inotagmen, die mannigfaltigen Kontraktionserscheinungen sich anscheinend durch verschiedene Kombinationen derselben in einfacher Weise auflösen lassen. Welche Schwierigkeiten jedoch dabei im Wege stehen, wird sich im folgenden ergeben.

ENGELMANN stellt sich das einzelne Inotagma etwa wie einen länglichen, stäbchenförmig gebauten, regelmäßigen Körper vor, welcher mit seiner Längsachse in die Kontraktionsachse der Faser eingestellt ist, die einzelnen Inotagmen wären somit in regelmäßigen Folgen aneinandergereiht. Zwischen den einzelnen Inotagmen wäre eine umspülende Flüssigkeit, vielleicht H_2O usw. zu denken. Die einzige in Betracht kommende Eigenschaft des Inotagmas wäre seine Quellbarkeit, welche auf einen von außen kommenden Reiz sehr plötzlich zu erfolgen hätte. Tritt nun Flüssigkeit in den ellipsoiden Körper ein, so muß er sich naturgemäß mit einer gewissen Gewalt abzurunden suchen; sein Längsdurchmesser nimmt ab, sein Querdurchmesser zu, es entsteht, mit anderen Worten, das genaue Bild der polaren Kontraktion. Die regelmäßige Anordnung der Inotagmen in der anisotropen Substanz des quergestreiften Muskels, ihr Fehlen in der isotropen Schicht, erklärt nach ENGELMANN den Mechanismus der Muskelkontraktion.

Ein wichtiges Kriterium der polar kontraktilen Substanz ergibt sich aus der Hypothese von ENGELMANN fast von selbst und scheint auch durch die Tatsachen eine Bestätigung zu erfahren, d. i. das Doppelbrechungsvermögen der meisten kontraktilen Fibrillen. Das Vermögen der Doppelbrechung soll in der Tat nach BRÜCKE's und ENGELMANN's Annahme, in der Natur der einzelnen Inotagmen liegen; ihre regelmäßig axiale Anordnung in den Fasern verleiht selbstredend auch den letzteren ihr Doppelbrechungsvermögen.

Der apolare Formwechsel setzt nach ENGELMANN eine entsprechend regellose Anordnung der einzelnen Inotagmen, infolgedessen auch das Fehlen der Anisotropie voraus. Eine wirksame, d. h. zu einem Formwechsel des Plasmas führende Kontraktion der Inotagmen, muß jedoch selbstverständlich in allen Fällen, z. B. auch bei Pseudopodienbildung, ein geordnetes Zusammenwirken einer Menge von Inotagmen in der Richtung der Verkürzung zur Voraussetzung haben.

Wie nach ENGELMANN die Anordnung der Inotagmen in den Cilien zu denken wäre, wurde bereits oben (Seite 75) auseinandergesetzt.

Es handelt sich nun um die Entscheidung, ob ein derartiges, als allgemeine Grundlage für alle Bewegungsarten der Lebenden geltendes elementares Gebilde, wie das „Inotagma“ eines sein soll, sich aufrecht halten läßt und durch die vorliegenden Tatsachen gerechtfertigt erscheint, ob, mit anderen Worten der Begriff der „Kontraktilität“ als

einer auf einer bestimmten Struktur beruhenden, eigenartigen Bewegungsart aufgefaßt werden kann?

Bei unserer Betrachtung der Flimmerzellen haben wir in ausführlicher Weise darzustellen versucht, daß eine von ENGELMANN angenommene feste Inotagmenanordnung zur Erklärung der vorkommenden Mannigfaltigkeiten im Formwechsel unmöglich ausreichen kann und daß man zu anderen Erklärungsversuchen greifen muß, wenn man es nicht vorzieht, von jeder Hypothese abzusehen.

Für die Erklärung der amöboiden Bewegung geht ENGELMANN im speziellen von der Voraussetzung aus, daß die Inotagmen im allgemeinen sehr leicht und in allen Richtungen gegeneinander verschiebbar, zusammengefügt sind (worin sie sich, wie JENSEN richtig hervorhebt, wie eine Suspension oder eine Flüssigkeit verhalten). Das Kugligwerden nackter Protoplasmen bei Reizung erkläre sich demnach aus dem gleichzeitigen Kugligwerden aller Inotagmen, insofern durch die Flächenanziehung, welche dieselben aufeinander ausüben, die Kohäsion der Gesamtmasse überall und nach allen Richtungen gleich werden muß. Die Abkuglung der Inotagmen reicht nach ENGELMANN sowohl für die Erklärung des Variköswerdens, als auch des Einziehens oder Einschmelzens von Pseudopodien. Die Ausstreckung langer Filipodien wäre auf Erschlaffung bestimmt orientierter Inotagmagruppen zurückzuführen etc.

Die Rotation des Plasmas innerhalb fester Zellwände muß zustande kommen, wenn die Inotagmen der sich bewegenden Schichten im allgemeinen mit ihren Längsachsen der Bewegungsrichtung parallel orientiert sind und ein Fortschreiten des spontanen Reizes in dieser Richtung stattfindet. Das bewegliche Protoplasma kriecht dann auf der unbeweglichen Wandschicht ähnlich wie ein Schneckenfuß auf seiner Unterlage.

Wenn wir von den speziellen Voraussetzungen ENGELMANN's über die Natur seiner Inotagmen — die Formänderung durch Quellung — absehen, so ist für uns das nähere Eingehen auf den Kernpunkt seiner Lehre insofern von Wichtigkeit, als sie zugleich als Prototyp jeder möglichen Annahme des apolaren Formwechsels des Protoplasmas auf Grund innerer Strukturelemente, — das von uns aufgestellte Kriterium der Kontraktilität, gelten kann.

Als erstes ist nun einzuwenden, daß in der Anwendung der Inotagmenlehre auf den apolaren Formwechsel insofern eine Petitio principii vorliegt, als das Fehlen der Anisotropie der amöboiden Fortsätze gewissermaßen als Beweis für eine regellose Anordnung der Inotagmen angesehen wird, obwohl es viel eher ein, für die Theorie ungünstige Hilfsannahmen postulierender Umstand ist.

Eine wichtige und ganz willkürliche Annahme ist ferner die supponierte gegenseitige Anziehung der Inotagmen, trotz ihrer angeblich unbegrenzten freien Verschiebbarkeit. [1])

Es ist auch nicht ersichtlich, welche Momente die lokalisierte Kontraktion, resp. Imbibition der Inotagmen veranlassen können, worin ja schließlich der Kernpunkt der ganzen Frage liegen sollte.

Es ergeben sich bei näherer Betrachtung noch manche andere Schwierigkeiten, welche von allgemeiner Bedeutung sind: ein Filipodium kann entweder varikös werden, oder ohne es zu werden, im glatten, oder auch im varikösen Zustande eingezogen werden; wird ein beliebiger Abschnitt eines Pseudopodiums kuglig, so hat die Kontraktion des betreffenden Plasmaabschnittes

[1]) Vgl. BÜTSCHLI (1899).

ihr Maximum geleistet; wenn diese kontraktorische Leistung trotzdem nicht zum Einziehen des Filipodiums führt, muß letzteres auf eine anders geartete Kontraktion zurückführbar sein; denkt man sich eine gleichzeitige Kontraktion des ganzen Pseudopodiums, so müßte es sich kuglig gestalten; nimmt man eine kontraktorische Welle an, so könnte sie ebensowenig zum Einziehen des Pseudopodiums führen; keine der erdenklichen Kombinationen kann nämlich dem Hauptphänomen der Einziehung des Pseudopodiums, dem centripetalen Fließen des Plasmas Rechnung tragen. Wir glauben somit, daß die Zulässigkeit der übrigen Hilfsannahmen ENGELMANN's zugegeben, die Abrundung und Quellung der Inotagmen wohl ein Variköswerden des Pseudopodiums, jedoch unmöglich das Einziehen desselben erklären könnte: der Erklärungsversuch welcher nach ENGELMANN für die Rotation des Protoplasmas innerhalb fester Wände ausreichend soll, ist durchaus unbefriedigend: wenn die Inotagmen der beweglichen Schichten mit ihren Längsachsen der Bewegungsrichtung parallel orientiert sind und ein Fortschreiten des spontanen Reizes in dieser Richtung stattfindet, so kann unmöglich daraus eine fortschreitende Bewegung der Substanz selbst, sondern nur einer Kontraktionswelle resultieren; der Vergleich mit einem Schneckenfuß ist insofern unzutreffend, als wir in der Zelle einen geschlossenen Schlauch ohne Endpunkte, folglich ganz andere Verhältnisse, als im ersteren vorfinden.

Die vorhergehende Analyse möge genügen um die Unhaltbarkeit der Bestrebungen zu erweisen, welche, auch so allgemein, wie die ENGELMANN'sche Inotagmenlehre gehalten, den apolaren Formwechsel auf Gestaltänderungen spezieller im Plasma verteilter Teilchen oder Organe, einer speziellen Struktur des Protoplasmas, zurückführen wollen. Wenn man den Formwechsel der Muskelfaser ihre Kontraktilität nennt, so ist der apolare Formwechsel des Plasmas kein kontraktiler.

Es sind sowohl zwingende biologische, als rein physikalische Momente, welche ein zum Dogma erhobenes Bestreben beide auf ein gemeinsames Bestreben zurückzuführen, als durchaus irreleitend erscheinen lassen. [1])

Die Anschauungen über den Mechanismus des apolaren Formwechsels, welche so lange im Bann einer dogmatischen Auffassung standen und zum Teil noch jetzt stehen, wurden durch die wichtigen Erörterungen von BERTHOLD, QUINCKE, BÜTSCHLI, neuerdings von VERWORN, RHUMBLER, JENSEN in einem ganz anderen Sinne wesentlich gefördert und geklärt.

Als Ausgangspunkt der neuen Erkenntnis müssen die von QUINCKE, BERTHOLD, BÜTSCHLI entwickelten Vorstellungen über die sog. Ausbreitungsströme an der Oberfläche der Zellen bei lokaler Herabsetzung der Oberflächenspannung, namentlich aber die Untersuchungen von BÜTSCHLI über Bewegungen und Strömungen von künstlichen Schaumtropfen angesehen werden.

Ein aus feinem Oelseifenschaum dargestellter, mit Wasser ausgewaschener Schaumtropfen gerät gewöhnlich in ziemlich anhaltende Bewegung, indem er unter dem Deckglas hin und her kriecht; es pflegt dabei auch ein Gestaltwechsel aufzutreten, wobei jede Aus-

---

[1]) Vgl. übrigens die trefflichen Ausführungen BÜTSCHLI's in seinem Hauptwerke (1892), wo auch die Geschichte der Kontraktionstheorien (vgl. auch '99).

breitung des Randes, von einem Strom, der aus dem Inneren vordringt und sich an der Oberfläche ausbreitet, begleitet wird. Bei den größeren Tropfen lassen sich mehrere Ausbreitungszentren gleichzeitig beobachten. (Fig. 7. Seite 11.)

Die Bewegungserscheinungen der Schaumtropfen halten längere Zeit, bis mehrere Tage an, und nehmen, was besonders interessant ist, bei Erwärmungen auf 40—50 ° C an Intensität bedeutend zu.

Die Erklärung dieser Bewegungs- und Strömungserscheinungen, sind nach den Untersuchungen von QUINCKE u. A. in den sog. Ausbreitungsströmen zu suchen: läßt man einem in H_2O suspendierten Oeltropfen von einer Seite Seifenlösung zufließen, so wird an der Kontaktfläche beider, die Oberflächenspannung des ersteren herabgesetzt, infolgedessen ein, aus dem Inneren des Oeltropfens gegen seine Oberfläche gerichteter Axialstrom erzeugt; die Grenzschicht zwischen dem Oeltropfen und der umgebenden Flüssigkeit (Seife) wird nun einreißen und gegen das Hinterende des Tropfens abgeleitet werden, wodurch die Erscheinung der Ausbreitungsströme gegeben wird; die Herabsetzung der Oberflächenspannung wird nun auch eine Verwölbung des betreffenden Abschnittes des Tropfens erzeugen.

Diese Strömungsverhältnisse, welche somit schon an einfachen, homogenen Tropfen künstlich erzeugt werden können und in diesem Sinne von QUINCKE und BERTHOLD für die Erklärung der amöboiden Bewegung, namentlich für die Plasmaströmungen der pflanzlichen Zellen verwertet wurden, dürften jedoch einen, für die biologischen Verhältnisse belangreichen Charakter erst an den oben erwähnten Schaumtropfen von BÜTSCHLI erlangen, da ja die oben angeführten Verhältnisse nur ausnahmsweise verwirklicht sein dürften. Die frappante Aehnlichkeit der Bewegungserscheinungen des Protoplasmas mit den Schaumtropfen bildet zugleich die vornehmste Stütze für BÜTSCHLI's Anschauung über den wabigen Bau des ersteren.

Die Strömungs- und Bewegungserscheinungen des Schaumes erklären sich nach BÜTSCHLI durch Austritt nach außen, hauptsächlich auf dem Wege der Diffusion, der in den Wabenräumen enthaltenen Seifenlösung:

„Die Erklärung für die Bewegungsvorgänge der Amöben liegt darin, daß durch Platzen einiger oberflächlichen Waben Enchylemm auf die freie Oberfläche des Plasmakörpers ergossen wird, hier eine lokale Verminderung der Oberflächenspannung bewirkt und auf solche Weise ein Ausbreitungszentrum nach Vorwärtsbewegung hervorruft."

Das Einziehen eines Pseudopodiums rührt nach BÜTSCHLI vom Aufhören der Zuströmung und dem Abflusse des Plasmas nach anderen Richtungen her.

Obwohl BÜTSCHLI in seinem Erklärungsversuche dem Geltungsbereich seines Prinzips sehr weite Grenzen zieht, verkennt er keinesfalls die Schwierigkeiten, welche sich für die Erklärung der feinen retikulären Filipodien ergeben. Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei diesen Pseudopodien noch besondere Verhältnisse in Frage kommen, namentlich das Verhalten der fadenförmigen Pseudopodien bei der Einziehung; sie erschlaffen dabei meist plötzlich in ganz auffallender Weise, nehmen gelegentlich zickzackförmige bis schraubige Formen an (vgl. S. 40 u. 42). Daß bei der Entstehung vieler, vielleicht der meisten Filipodien besondere axiale Gebilde beteiligt sind, wurde von BÜTSCHLI vermutet und von SCHAUDINN an dem Beispiel der Camptonema nutans (s. S. 46) wahrscheinlich gemacht.

Die von Bütschli, im Anschluß an Berthold und Quincke mit entsprechenden Modifikationen durchgeführte Erklärung des apolaren Formwechsels des Plasmas als Folge der Verhältnisse der Oberflächenspannung fand, ziemlich ungeteilten Anklang bei mehreren späteren Autoren (Verworn, Jensen, Rhumbler). Die Ansichten über das Zustandekommen der notwendigen Alterationen der ursprünglichen Kohäsionsverhältnisse der Oberfläche und die dabei in Betracht kommenden morphologischen Prozesse weichen jedoch von dem Ausgangspunkte der älteren Untersucher nicht unwesentlich ab. Verworn und namentlich Jensen, welche die dabei in Betracht kommenden Faktoren in eingehender Weise würdigten, glauben in lokalen chemischen Umsetzungen, Assimilations- und Dissimilationsvorgängen im Protoplasma, eine ausreichende Ursache für die Schwankungen und lokale Verschiedenheiten der Oberflächenspannungen erblicken zu können; von strukturellen Verhältnissen sehen die genannten Autoren völlig ab.

Letztere Seite des Problems wurde in desto eingehender Weise von Rhumbler in Angriff genommen, welcher in überzeugender Weise den Nachweis erbrachte, daß jede Pseudopodienbildung mit Neubildung von neuem Ektoplasma verknüpft ist, letzteres jedoch durch einen eigentümlichen Verdichtungsvorgang aus dem Entoplasma entstehen muß (vgl. S. 5—7). Indem somit durch eine örtliche Abnahme der Oberflächenspannung, ein axialer Strom des körnchenreichen Endoplasmas an die Oberfläche gelangt und durchbricht, werden seine oberflächlichen Schichten bei Berührung mit H_2O einem Verdichtungsvorgange unterworfen, was zur Entstehung des hyalinen Pseudopodiums führt.

Es blieb bis jetzt unerörtert, in welcher Weise sich die Verdichtungsvorgänge bei der Pseudopodienbildung mit der wabigen Struktur des amöboiden Protoplasmas verknüpfen lassen, oder, ganz allgemein, auf welcher strukturellen Basis sich dieselben abspielen?

Es ist recht eigentümlich, daß der neueste Autor auf diesem Gebiete — Rhumbler — der die Entstehung des Ektoplasmas am ausführlichsten erörtert hat, keinen direkten Bezug auf die feineren strukturellen Verhältnisse im Protoplasma nimmt, die Vorstellungen von Bütschli dagegen im entschiedenen Gegensatze zu einigen wichtigen Tatsachen zu stehen scheinen. Da die mehr oder weniger homogenen, glasartigen Pseudopodien (namentlich die Filipodien, vgl. Fig. 18 S. 40) ab und zu Andeutungen eines feinen wabigen Gerüstes aufweisen, glaubt Bütschli die angebliche Homogeneität des Plasmas durch sehr starke Dehnung der Wabenwände infolge gewaltiger Enchylemmazunahme erklären zu können; das Wabengerüst würde dadurch unsichtbar gemacht, die stark verdünnten und gespannten Wabenwände sollten dagegen eine stärkere Rigidität und Festigkeit des Pseudopodiums bedingen (vgl. auch Fig. 41). Der Vorgang wäre dem-

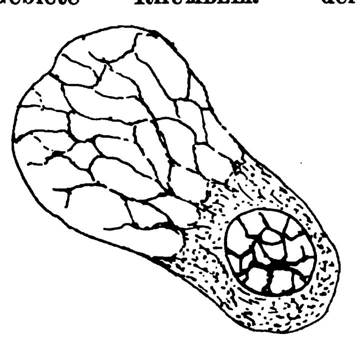


Fig. 41. Forellenblastomere in amöboider Bewegung fixiert: starke Auflockerung des Plasmas im Pseudopodium. (Nach His '99.)

nach nach BÜTSCHLI's und HIS' Vorstellungen, das Umgekehrte einer Substanzverdichtung, da ja das Enchylemma im Gegensatze zu den Wabenwänden als wässerige Lösung zu denken ist. Diese Aufstellung steht nun im entschiedenen Widerspruch zu den zahlreichen Angaben über die wirklichen Verdichtungsvorgänge bei der Ektoplasmabildung (GRUBER, PÉNARD, namentlich RHUMBLER). Wenn wir somit letzteren Vorgang mit der wabigen Struktur des Ektoplasmas in Beziehung bringen wollen, so müßten wir umgekehrt, an eine bedeutende Verdichtung der Wabenwände, unter Auspressung des Enchylemmainhaltes, resp. der granulären Einschlüsse denken. Dieser Verdichtungsvorgang scheint auch RHUMBLER vorgeschwebt zu haben, ohne im einzelnen durchgeführt zu werden; es müßte jedoch bei demselben eine bedeutende Zunahme der Sichtbarkeit des Plasmagerüstes, statt der umgekehrten, tatsächlich zu beobachtenden Erscheinung Platz finden. Es muß somit zugegeben werden, daß ein befriedigender Zusammenhang zwischen den Tatsachen und Vorstellungen über die morphologische Grundlage des amöboiden Protoplasmas und den Vorgängen der Pseudopodienbildung bis jetzt noch aussteht.

B. Polarer Formwechsel der Zelle — Muskelkontraktion.

Der Uebergang einer ungeordneten, apolaren Plasmabewegung zu einer stets in bestimmter gradliniger Richtung ablaufender, eindeutiger Verkürzung und Verlängerung, Kontraktion und Expansion bestimmter Zellen oder Zellorgane, involviert tiefgreifende Unterschiede der in beiden Fällen vorauszusetzenden Strukturen, vielleicht auch molekulärer oder chemischer Vorgänge; es ist als gegeben zu betrachten und braucht nicht erst supponiert zu werden, daß eine, stets in gleicher Richtung und Achse und gleicher Weise ablaufende Kontraktion ein festes (natürlich nicht im Sinne des Aggregatzustandes) unvariables Gefüge bestimmter Bestandteile des sich kontrahierenden Organes voraussetzt, wogegen der ins Unendliche variable Formwechselmodus, welchen wir als apolar bezeichnen können, ein derartiges stabiles Gefüge seiner tätigen Substanz direkt ausschließt.

Auch in den Fällen, wo Veranlassung zur Annahme eines Ueberganges einer ungeordneten Bewegung amöboiden Charakters in eine Muskelkontraktion (sog. Myopodien ENGELMANN)[1]) vorliegt, muß eine durchgreifende Umgestaltung in der Struktur des betreffenden Plasmaabschnittes vorausgegangen sein, welche die freie Verschiebbarkeit der Einzelteile desselben aufheben und in eine feste Verbindung verwandeln muß.[2]) Ein allmählicher Uebergang der apolaren Bewegung in Muskelkontraktion erscheint daher schon aus diesem Grunde rein illusorisch.

---

[1]) Plötzliches, blitzschnelles Einziehen der Pseudopodien bei Acanthocystis (Heliozoon).

[2]) Eine wohl durchgehends zutreffende und, wie es scheint, meist ungenügend beachtete Charakteristik einer echten polaren Kontraktion, ist die Anheftung der kontraktilen Faser (resp. Substanz) an ihren beiden Enden, und zwar im Gegensatz zu den frei auslaufenden Pseudopodienfortsätzen.

Es ist hauptsächlich Engelmann's Verdienst, auf zwei kardinale Eigenschaften kontraktiler Strukturen hingewiesen zu haben: ihr Doppellichtbrechungsvermögen und ihre faserige oder fibrilläre Struktur. Wenn man den Begriff der Kontraktilität nur auf den in konstanter Richtung in einer geradlinigen Längsachse erfolgenden (polaren) Formwechsel plasmatischer Gebilde beschränkt und den apolaren Formwechsel (als nicht kontraktil) auf andere Prinzipien zurückführt, so dürften Engelmann's Regeln bis jetzt als fast ausnahmslos gelten und wohl tief in das Wesen des Kontraktionsvorganges eingreifen.

Die fibrilläre Struktur der kontraktilen Gebilde ist zunächst nur in dem Sinne zu verstehen, daß der Längsdurchmesser, die Kontraktionsachse, um ein Bedeutendes den Querdurchmesser des kontraktilen Gebildes übertrifft; sollen gewisse Bezirke einer größeren Zelle die Funktion des kontraktilen Formwechsels übernehmen (wie z. B. die sog. Myonemen der Infusorien), so sind sie in der Regel faserartig gestaltet, was, wie leicht einzusehen, ein Maximum an Leistung bei gegebenem Volumen gestattet. Es ist jedoch durchaus unstatthaft und ist nur Spekulationen zuliebe geschehen, wenn man jede kontraktile Faser zunächst mikroskopisch und weiter in Gedanken ultramikroskopisch in einzelne Fibrillen zerlegt und schließlich zur elementaren aus bloß einer Molekül- resp. Inotagmenreihe bestehenden Kontraktionseinheit gelangt! Ein tatsächlicher Beleg oder gar eine logische Nötigung ist für dieses Verfahren, entgegen M. Heidenhain, durchaus nicht zu erblicken. Es ist ebenso denkbar, ja vielleicht für viele Fälle sehr wahrscheinlich, daß eine in den Grenzen des mikroskopisch Sichtbaren liegende Myofibrille, ein bereits elementares Gebilde darstellt, indem dieselbe aus einzelnen metameren, funktionell nicht zerlegbaren Einheiten, z. B. Waben oder Granula besteht. Es wird sich im weiteren ergeben, daß einige, durchaus berechtigte Ansichten über den Kontraktionsvorgang, die Annahme solch metamerer, jedoch durchaus nicht molekulärer Gebilde sehr wahrscheinlich machen.

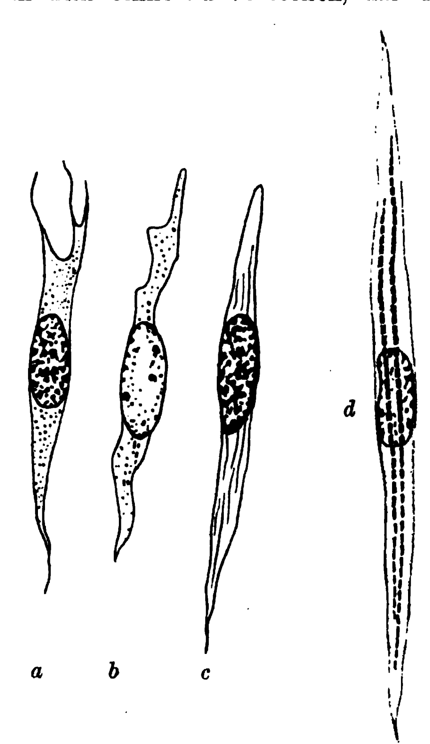


Fig. 42. Histogenese der quergestreiften Muskelfaser (nach E. Godlewski '900) aus einzelnen im Zellplasma zerstreuten Mikrosomen (*a* und *b*) entstehen feinste Myofibrillen (*c*), die erst nachträglich ihre definitere Querstreifung erlangen (*d*).

In der Tat, wenn man die erste Entstehung einer quergestreiften Fibrille, wie dieselbe uns von Goldewski geschildert, ins Auge faßt, so dürfte wohl, entgegen Heidenhain, der Schluß unabweisbar sein, daß eine

soeben aus einzelnen, verschmolzenen Körnern zusammengesetzte Fibrille keiner (auch ideeller) primären Spaltung fähig ist; es müßte denn jedes, eine Verbindung mit anderen eingehendes Mikrosoma seinerseits aus einer streng konstanten Anzahl einzelner weiterer Elemente — Moleküle oder Inotagmen — bestehen, welche mit denjenigen der benachbarten genau zusammenpassen sollten. Die von M. HEIDENHAIN mitgeteilte Tatsache, daß die Querschnitte der Primitivfibrillen eckig seien, kann keinesfalls, auch unter Ausschluß der Möglichkeit dieselben als Kunstprodukt aufzufassen, als wirklicher Beweis betrachtet werden. Die nachträgliche Spaltbarkeit als Ausdruck des Wachstums ist ebenfalls eine von der erwähnten völlig unabhängige Frage.

Die primitivsten kontraktilen Fasern wurden an einigen Infusorien zuerst wohl von LIEBERKÜHN, dann in ausführlicher Weise von ENGELMANN, BÜTSCHLI, SCHEWIAKOFF, ENTZ u. A. beschrieben. Die sog. Myoneme sind cylindrische oder bandförmige, ziemlich dicke

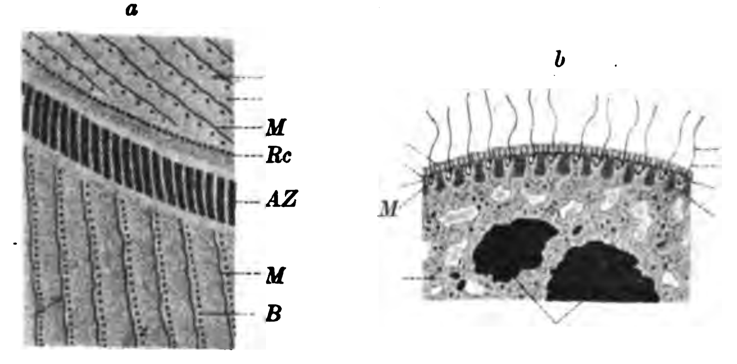


Fig. 43. *a* Flächenschnitt in der Gegend der adoralen Zone (*AZ*) von Strutor niger. *M* Myoneme, *B* Basalkörper, *Rc* Randcilienreihe.
b Querschnitt durch den Leib von Prorodon teres. *M* Myoneme in kleinen Kanälen liegend. (Nach H. N. MAYER '903.)

Fäden, welche dicht unterhalb der Cutikula in speziellen Kanälen des Cortikalplasmas (Fig. 43b) liegen: indem ihr Kontraktionsstadium vielfach nicht gleichen Schritt mit demjenigen der übrigen Cortikalschicht (myophane Schicht, HAECKEL), welche auch kontraktiler Natur ist, hält, können die schlaffen Myonemen sich in ausgiebige Schlängelungen legen, die dann bei adäquatem Reize sich plötzlich ausgleichen, wobei die Fasern merklich dicker werden.

Es ist von Interesse, daß ähnliche kontraktile Fasern mit ähnlichen Beziehungen zum Ektoplasma neuerdings auch im Metazoenepithel gefunden wurden (Pharynxepithel des Lumbricus, POLOWZOW) (Fig. 44).

Wenn wir von der großen Mannigfaltigkeit der verschiedenen fibrillären Differenzierungen innerhalb der Zellen absehen, deren wirklich kontraktile Natur noch eines strikten Beweises bedarf (z. B. der Fibrillenkonus vieler Flimmerzellen, die achromatischen Strukturen der karyokinetischen Figur, schließlich die faserigen Differenzierungen der Leukocyten, wie überhaupt der Mitoms, vgl. Kap. I), so treffen wir deutliche faserige Differenzierungen in den sog. glatten Muskelzellen, welche eine so weite Verbreitung sowohl unter Wirbellosen als Wirbeltieren besitzen; die längsfaserige Struktur

derselben ist in der Regel ziemlich deutlich; von besonderer Mächtigkeit sind die sog. Randfibrillen (M. Heidenhain). Im Gegensatze zu den vorhin geschilderten Myonemen, sind die Fibrillen der Muskelzellen im Ruhestadium der letzteren entsprechend gespannt, d. h. nie geschlängelt, stets geradlinig; es kann somit dem Sarkoplasma der Muskelzellen, im Gegensatze zu dem Cortikalplasma der Infusorien kein Kontraktilitätsvermögen zukommen können.

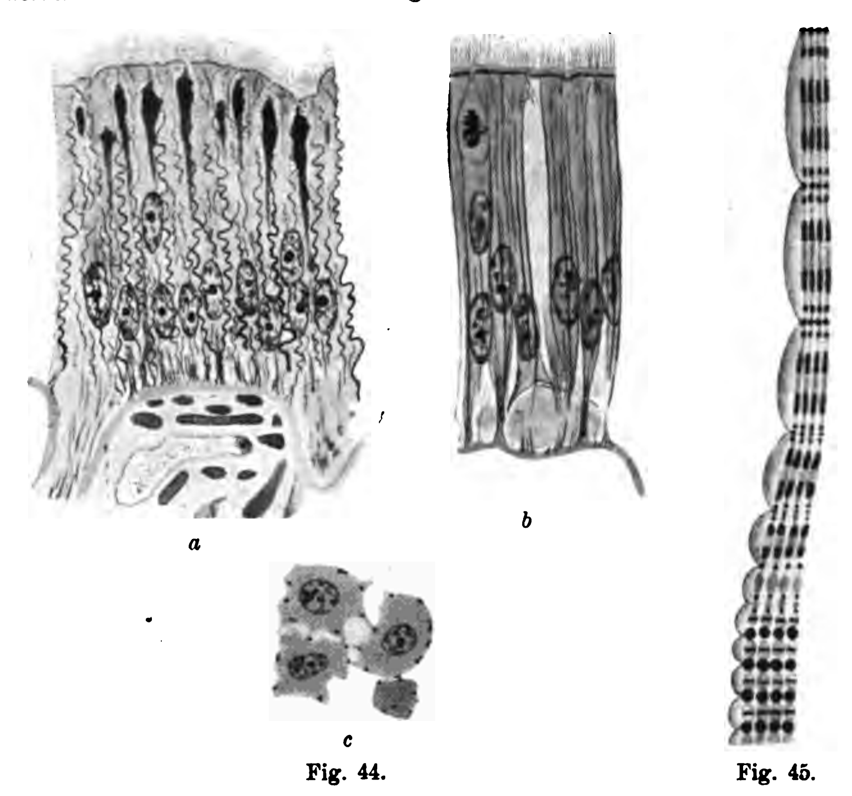


Fig. 44. Fig. 45.

Fig. 44. Flimmerzellen aus dem Pharynxwulst des Lumbricus. *a* Ruhestadium, *b* Kontraktion der Fasern, *c* Querschnitt der Zellen mit den Fasern. Im Ruhestadium (*a*) sind zwischen den Zellen Schleimanhäufungen wahrnehmbar, welche bei der Kontraktion der Fasern (*b*) ausgestoßen werden. (Nach W. Polowzow '903.)

Fig. 45. Teil einer Muskelfaser des Otiorhynchus mastix. Die Hälfte einer Kontraktionswelle. Hell — isotrope, schwarz — anisotrape Substanz. (Nach Rollett '91.)

Die höchste morphologische und auch funktionelle Ausbildung, ein plötzliches und sehr intensives Kontraktionsvermögen, erlangen die kontraktilen Elemente der quergestreiften Muskelfasern; die Lagerung der einzelnen Fibrillen innerhalb der Faser, sowohl wie der spezielle Charakter ihrer Querstreifung bieten große Verschiedenheiten, deren Einzelschilderung nicht in den Rahmen dieses Buches gehört; als prinzipiell wichtig muß der Grundcharakter der Querstreifung hervorgehoben werden, welcher zur scharfen Sonderung der isotropen von der anisotropen Substanz führt; eine möglichst weitgehende alterierende Schichtung beider Substanzen scheint die

funktionelle Leistungsfähigkeit der Fibrille um ein Bedeutendes zu erhöhen, und erreicht ihre höchste Ausbildung bei den am meisten leistungsfähigen Muskeln der Insekten. Die isotrope Substanz der Fibrillen darf mit dem indifferenten, zwischen den Fibrillen und um den Kern angehäuften Sarkoplasma keinesfalls gleichgestellt werden, was besonders von ROLLETT vielfach hervorgehoben wurde (vgl. auch Histogenese der Fasern, GODLEWSKI).

Die Anisotropie der kontraktilen Substanz wurde schon von den älteren Forschern, namentlich von BRÜCKE und ENGELMANN in engste Beziehung zur Struktur und Funktion derselben, zum Kontraktionsvorgange, gesetzt.

Von dem Gedanken ausgehend, daß nur Körpern mit krystallähnlichem Gefüge anisotrope Eigenschaften zukommen können, stellte sich BRÜCKE die kontraktile Fibrille aus einzelnen kleinen Kryställchen, sog. Disdiaklasten zusammengesetzt vor, welche an sich unveränderlich, durch bestimmte Umlagerungen innerhalb der Fibrille, eine Kontraktion derselben erzeugen sollten. Die BRÜCKE'sche Disdiaklastentheorie ist wohl der erste aber auch ein noch ganz rudimentärer Versuch, dem Verständnis des Vorganges der Kontraktion auf Grund der Struktur der Muskelfaser oder Fibrille näher zu kommen.

Einen bedeutenden Schritt vorwärts bildeten die ausgedehnten Untersuchungen von ENGELMANN, welcher neben den mehr histologischen Befunden von MERKEL, HENSEN, FLÖGEL u. A. einen einheitlichen Ausbau unserer Kenntnisse der Struktur der quergestreiften Faser und namentlich des Kontraktionsvorganges zu fördern wußte.

ENGELMANN hielt noch zunächst an dem Prinzip einzelner, krystallähnlicher kontraktiler, anisotroper Einheiten fest; diese ultramikroskopische, vielleicht molekuläre Elemente, die „Inotagmen", sollten durch ihre regelmäßige Anordnung in den Fibrillen für die Anisotropie der letzteren bestimmend sein. Im Gegensatze zu BRÜCKE und wohl als bedeutenden Fortschritt, glaubte nun ENGELMANN die Formänderungen der kontrahierten Faser aus den entsprechenden A e n d e r u n g e n der Inotagmen ableiten zu können, eine Ansicht, welche auf sehr gewichtige Stützen im mikroskopischen Bilde der Kontraktion beruhte (vgl. Fig. 45).

Der kausale Zusammenhang, welchen ENGELMANN zwischen der Anisotropie und der Kontraktilität erblickte, indem er anisotrope, präformierte Einheiten für ein notwendiges Postulat hielt, wurde allerdings durch die wichtigen Untersuchungen v. EBNER's über die Ursachen der Anisotropie organischer Körper sehr in Frage gestellt; es gelang letzterem Autor der Nachweis, daß sämtliche anisotrope Gewebe — wie Bindegewebsfibrillen, Hautepithel, verschiedene Membranen etc. — ihre optischen Eigenschaften einer polaren in der Richtung der optischen Achse herrschenden Spannung verdanken, daß ein künstlich angesetzter Zug isotropen Körpern, wie z. B. Gelatine usw., deutlich anisotrope Eigenschaften verleiht, die bestehende Anisotropie anderer um ein bedeutendes vergrößern kann. Die Spannungsverhältnisse allein reichen somit völlig aus, um die Anisotropie der kontraktilen Substanz zu erklären.

Wenn somit die Inotagmenlehre sich als überflüssig herausstellte, so haben die daran geknüpften Vorstellungen ENGELMANN's über das Wesen des Kontraktionsvorganges ziemlich allgemeinen Anklang gefunden: das mikroskopische Bild der Kontraktionswelle der Muskelfaser macht es höchst wahrscheinlich, daß die anisotrope Substanz auf Kosten der isotropen aufquillt, infolgedessen eine bedeutende Zunahme des queren Durchmessers und eine Abnahme im Längsdurchmesser erfährt; gleichzeitig und natürlich

in Abhängigkeit von der Quellung der anisotropen Substanz, findet eine bedeutende Abnahme ihrer Anisotropie statt (bestätigt von v. EBNER und ROLLETT).

Die Quellungstheorie ENGELMANN's ist trotz ihrer Schwächen (s. u.) noch die einzige, welche den tatsächlich zur Beobachtung gelangenden strukturellen Verhältnissen der Muskelkontraktion genügend Rechnung trägt, oder richtiger, aus direkter Beobachtung derselben hervorgegangen ist. Sämtliche andere Erklärungsversuche gehen von unsichtbaren, zum Teil molekulären Verhältnissen aus.

Die meisten, darauf gerichteten Untersuchungen und Spekulationen befassen sich, wie auch verständlich, mit der Frage nach der Quelle der Muskelkraft: wenn man als selbstverständliches Postulat und sicheren Ausgangspunkt der Betrachtung, die Tatsache hinnehmen kann, daß die einzige Energiequelle für die, bei der Kontraktion verbrauchte Arbeit, durch Umsetzungen und Zersetzungen innerhalb des tätigen Muskels frei werdende chemische Energie ist, so bleibt es eine zunächst noch offene Frage, wie der Umsatz der chemischen Energie in die Bewegungsenergie zu denken wäre?

Eine Vorstellung, welche zunächst von PFLÜGER angedeutet, dann in ausführlicher Weise von A. FICK, SCHENK, in modifizierter Form von VERWORN vertreten wurde, geht von der Annahme eines direkten Überganges der chemischen Energie, durch die Tatsache der geordneten Anziehung der Moleküle durch chemische Affinität, in die Bewegungsenergie, resp. in den Kontraktionsvorgang über. Die prinzipielle Wichtigkeit dieser Hypothese ergibt sich aus ihrer Konsequenz, der Notwendigkeit eines festen Gefüges der einzelnen kontraktilen Elemente. A. FICK entwirft ein Bild, welches die Prinzipien dieses Vorganges veranschaulichen soll. Die kontraktile Substanz bestände aus festen Scheibchen, deren gegenüberliegende Flächen C- resp. O-Atome enthalten sollen; werden die letzteren in ein günstiges gegenseitiges räumliches Verhältnis gesetzt (wirksamer Reiz), so üben sie eine gewaltige gegenseitige Anziehung aus, welche zur Annäherung der Scheibchen — zum Kontraktionsvorgange — führt. Eine schließliche Ablösung der vorhandenen CO-Atome von ihren Scheibchen, soll dem Kontraktionsvorgange ein Ende setzen und die Muskelfaser, vermöge ihrer Elastizität zur Erschlaffung verhelfen.

Gegen dieses anschauliche Bild (welches nach FICK selbst, nur dem Prinzip, nicht den Einzelheiten Rechnung tragen soll) lassen sich gewichtige Einwände erheben, von denen wohl der hauptsächlichste, der von JENSEN geltend gemachte ist. Es ist durchaus nicht einzusehen, warum die C u. O nicht sofort ihr Scheibchenverband verlassen und wie sie überhaupt, indem sie sich im selben noch befinden, aufeinander chemisch anziehend wirken können.

Die Aufstellung von FICK und SCHENK ist ein direkter Ausfluß der von den Autoren präsumierten Notwendigkeit eines unmittelbaren Kraftumsatzes im Muskel, welcher angeblich nur unter Annahme einer festen Struktur ablaufen könnte, da er in einem, aus absolut verschiebbaren Teilchen bestehenden, flüssigen Medium, zu Oscillationen der Moleküle, zur Wärmeproduktion führen müßte (FICK). Daß dagegen, der Umsatz der chemischen Energie in Bewegungsenergie durch Vermittlung der Wärme, wie in einer thermodynamischen Maschine, im Muskel nicht denkbar ist, soll sich nach FICK, entgegen ENGELMANN, aus der Unverträglichkeit des Vorganges mit dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik ergeben. Nach FICK's Berechnung soll unter Berücksichtigung der Tatsache, daß ca. 20 % der chemischen Energie im Muskel nutzbar gemacht werden, ein thermody-

namischer Vorgang einen Temperaturübergang innerhalb des arbeitenden Muskels von ca. 114° auf 37° voraussetzen.[1]) ENGELMANN, welcher das unerläßliche Temperaturgefälle durchaus nicht ignoriert, machte allerdings auf den Umstand aufmerksam, daß die, unseren Messungen zugängliche Temperatur von 37° nur ein arythmetrisches Mittel von sehr großen Gefällen darstellt, daß die große Verbrennungswärme des Eiweißes, Kohlenhydrate, Fette, einzelne Verbrennungsherde von ungemein hoher Temperatur wahrscheinlich macht, welche jedoch in der, 70—80% der Gesamtmenge des Muskels ausmachenden Wassermenge, sofort ausgeglichen werden. Es dürften somit die nötigen Temperaturgefälle auch im Muskel reichlich vorhanden sein.

Es läßt sich ENGELMANN gegenüber der wichtige Einwand geltend machen, daß der Sitz der Wärmeerzeugung nicht das sehr flüssige Sarkoplasma, sondern das an festen Teilen relativ reiche und einen großen Teil des Muskelvolumens ausmachende anisotrope Substanz ausmacht; eine Temperaturerhöhung der letzteren auf über 100° könnte jedoch unserer Wahrnehmung unmöglich entgangen sein (A. FICK).

Wenn somit die Auffassung des Muskels als thermodynamische Maschine aus manchen Gründen als unzulässig erscheint, so kann trotzdem die von FICK und SCHENK daraus abgeleitete Folgerung der Notwendigkeit des festen Aggregatzustandes der kontraktilen Teile, wie die daran geknüpften Vorstellungen über das Zustandekommen des Kontraktionsaktes, keinesfalls eine zwingende Beweiskraft beanspruchen.

Ein direkter Uebergang der chemischen in Bewegungsenergie durch Vermittlung der Oberflächenenergie ist auch auf ganz anderem Wege und zwar speziell in einem flüssigen Medium möglich (vgl. S. 34); stellen wir uns den Gleichgewichtszustand von drei verschiedenen einander ausstoßender Flüssigkeiten vor, so wird die Größe der Randwinkel durch die gegenseitigen Verhältnisse der Oberflächenspannungen bestimmt; erleiden eine der Flüssigkeiten eine chemische Veränderung, Abnahme oder Zunahme der molekulären Konzentration, infolgedessen auch Aenderung der Kapillaritätskonstante, so erfolgt eine gegenseitige Verschiebung der Randflächen, eine Aenderung der Oberflächenenergie, eine Bewegung der Flüssigkeit. Denkt man sich nun diese Möglichkeit auf die gegenseitigen Verhältnisse der anliegenden Flächen der isotropen, der anisotropen Substanz und des anliegenden Sarkoplasmas innerhalb einer Muskelfaser verwirklicht, so sind die Bedingungen zum Übergange der chemischen Energie in Gestaltwechsel der Muskelfaser — in die Kontraktion — gegeben.

Diese Auffassung des Kontraktionsvorganges welche in mehr oder weniger klarer Form von BÜTSCHLI, BERTHOLD, JENSEN, IMBERT, d'ARSONVAL u. A. ausgesprochen wurde, hat entschieden sehr viel bestechendes; es wird vor allem die Möglichkeit der Unifizierung der apolaren Plasmabewegung mit den Kontraktionsvorgängen, wenn auch in einer neuen Richtung angebahnt. Die Vorstellung ist aber vor allem mit dem flüssigen Zustande der Muskelfasern verträglich.

Es muß aber trotzdem zugegeben werden, daß dieser Erklärungsversuch auf seinem jetzigen Stadium nur den Wert einer wichtigen Arbeitshypothese beanspruchen darf; die Grundlage selbst erscheint noch vorderhand sehr schwankend, da die Frage über den Aggregat-

[1]) Nach dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik $\frac{Q}{T} = Q_1\left(\frac{1}{T_2} - \frac{1}{T_1}\right)$.

zustand der Myofibrillen durchaus nicht spruchreif erscheint. Es fehlen auch vorderhand die zahlenmäßigen Belege und die Ausrechnungen, welche uns die Verträglichkeit der Hypothese mit den Arbeitsleistungen, elastischen Eigenschaften des Muskels usw. einerseits und mit dem mikroskopischen Bilde andererseits, streng beweisen könnten.

Wenn wir nun die Gesamtheit der Bewegungserscheinungen und des Formwechsels des Protoplasmas zu überblicken versuchen, so wird uns vor allem durch die vorliegenden Tatsachen die Einsicht aufgezwungen, daß ein einheitliches Geschehnsprinzip welches aus einer kardinalen, dem Plasma als solchen inhärenten Eigenschaft der „Kontraktilität" entspringen soll, durchaus nicht aufrecht zu halten ist.

Es ist für die große Klasse des apolaren Formwechsels mit Einschluß der Flimmerbewegung mehr als wahrscheinlich gemacht worden, daß derselbe nur ein Ausfluß einerseits des Aggregatzustandes, andererseits der chemischen Umsetzungen des Plasmas ist und spezielle, nur dem Lebenden zukommende Bedingungen, welche im gegebenen Falle als spezielle Strukturen auftreten müßten, durchaus nicht voraussetzt.

Eine Sonderstellung scheinen allerdings die Cilien oder Flimmerhaare insofern einzunehmen, als sie allem Anscheine nach, zur Voraussetzung eine bestimmte Architektur oder Struktur (wahrscheinlich nur mit elastischen Eigenschaften begabte Achsengebilde und eine Außenschicht von Plasma) haben, sich jedoch darin den Filipoden direkt anschließen.

Daß auf dieser Grundlage auch für die Flimmerbewegung die Eigenschaften der Flüssigkeitsoberflächen höchstwahrscheinlich eine befriedigende Erklärung gewähren, wurde im Obigen zu zeigen versucht.

Der polare Formwechsel, die Muskelkontraktion, darf ihrerseits vorderhand eine biologische Sonderstellung wohl beanspruchen und als eigentümliche „vitale" Eigenschaft bestimmter Zellelemente insofern gelten, als sie zur Voraussetzung bestimmte architektonische Momente hat, welche die Muskelkontraktion aus der Reihe nur mechanisch-chemischer Probleme herausgreift und zu einem eigenartigen „Strukturproblem" macht.

Sollten jedoch auch in dieser Frage die neuerdings erwogenen Möglichkeiten des Zustandekommens der Kontraktion sich aufrecht halten lassen, so würde das lange gesuchte Bindeglied als durchgehendes Prinzip jedes Formwechsels der lebenden Substanz gefunden sein.[1])

[1]) In das Gebiet der dynamischen, resp. Bewegungserscheinungen der Zelle fallen, selbstverständlich auch die Prozesse der Zellteilung und Kernteilung, welche nur aus Gründen der Uebersichtlichkeit im speziellen Kapitel ihre Besprechung finden.

Teil II.

Stoffliche Tätigkeit der Zelle.

Die Zelle tritt uns als selbständiges Individuum oder als Glied eines größeren Verbandes entgegen. Die Verbindung mit anderen ihresgleichen, die „Symbiose“ ist für das Individuum sowohl mit Vorteilen als auch mit Nachteilen verknüpft.

Wenn man von einer sozialen Gliederung, von einem sozialen Organismus ausgeht, und das vielzellige Wesen mit einem solchen vergleicht, wie es in klassischer Weise schon von R. Virchow geschehen ist, so steht das Prinzip der Arbeitsteilung obenan — die soziale Gliederung bringt es mit sich, daß die verschiedenen Gruppen von Einheiten verschiedene Obliegenheiten, verschiedene für das Wohl des Ganzen notwendige Funktionen mit allen ihren Vorteilen und Nachteilen übernehmen. Diese sozialen Funktionen sind es aber eben, die zuweilen das individuelle Leben mit seinen Bedürfnissen und Eigentümlichkeiten in den Hintergrund zu drängen drohen — das Individuum geht in seinen sozialen Verpflichtungen zum größten Teil auf.

Diese aus der menschlichen Gesellschaft gezogenen Vergleiche sind in mancher Hinsicht mehr wie ein bloßes Gleichnis und werfen tatsächlich ihr Licht und Schatten auf die Erforschung der elementar-biologischen Probleme.

Wenn man das menschliche Handeln, die menschliche Psychologie studieren will, so wird ja ein scharfer Unterschied zwischen individueller oder elementarer und Massenpsychologie durchgeführt. Wenn man dem elementaren biologischen Geschehn nachgehen will, so ist es die erste, zuweilen die schwierigste Aufgabe der Forschung, dasselbe in scharfer Form von dem durch die Symbiose sekundär entstandenen zu trennen und zu sondern. Man muß somit stets im Auge behalten: eine Zelle des höheren Organismus ist ein Mitglied eines sozialen Organismus und als solcher mit verschiedenen für das individuelle Leben bedeutungslosen Funktionen und Verrichtungen betraut; sie muß aber gleichzeitig auch ihr eigenes, individuelles Leben leben, nur das letztere, in seiner reinsten Form kann den Anspruch auf elementares Lebensgeschehn machen, allerdings nur soweit, als die Zelle ein wirklich elementarer Organismus ist. Es wird im weiteren darzutun versucht, daß auch das indi-

viduelle Leben der Zelle uns nur einen Teil des elementaren Lebensgeschehns aufzudecken vermag, daß die allgemeine Lebensgesetzlichkeit — die Gesetze der Biologie — mit dem cellulären Begriff nicht zusammenfallen können, vielmehr in viel weiteren Grenzen liegen.

Die symbiotisch lebende Zelle hat aber in den meisten Fällen ihre Selbständigkeit so weit eingebüßt, daß sie, aus dem Verbande gelöst, nicht mehr existenzfähig erscheint. Diese zwei Umstände schränken allerdings die Tragweite des Nachforschens des Zellenlebens um ein Bedeutendes ein, oder tragen vielmehr eine bedeutungsvolle Modifikation in unsere Methode hinein.

Die Summe der in das elementare Leben eingehenden Einzelphänomene kann nicht aus einer, wenn auch erschöpfenden Analyse einer Zellenart erschlossen, muß vielmehr auf dem Wege einer Synthese aus vielen sehr verschiedenen Erscheinungsformen abgeleitet werden.

Es wird nun unsere erste Aufgabe sein, die für das Bestehen der Zelle, als Individuum, notwendigen Elemente zusammenzustellen und zwar in ihrer ganzen Mannigfaltigkeit zu schildern. Es wäre in der Tat eine Vermessenheit und hat auch vielfach zu ganz irrtümlichen Aufstellungen geführt, wenn man versuchen wollte, ohne nähere Anhaltspunkte, statt der ganzen Fülle der Formen einer bestimmten Lebenserscheinung, nur die höchste oder die niederste Stufe derselben zu berücksichtigen und sie für den Typus, das Schema des betreffenden Prozesses zu halten. Wenn z. B. die Ernährung der Zelle in manchen Fällen an bestimmte spezielle Organe derselben gebunden ist, in anderen, auf den ganzen Zelleib verteilt ist und durch einfache Diffusion der gelösten Nährstoffe vor sich geht, so ist weder der eine noch der andere Modus als maßgebend zu bezeichnen, beide vielmehr in gleicher Weise zu berücksichtigen; um so schärfer muß dagegen geprüft werden, ob es sich bei dem betreffenden Vorgange tatsächlich um individuelle Bedürfnisse der Zelle, oder um, für den ganzen Verband notwendige Verrichtungen derselben handelt.

Für die, für unsere Aufgabe in Betracht kommenden Fragen ist nun die Erforschung der Verhältnisse bei Protozoen von ganz besonderer Wichtigkeit. Ist uns ja in den stofflichen Prozessen und Vorgängen innerhalb eines Protozoenleibes eben dasjenige gegeben, was für das individuelle Leben und Fortbestehen eines wirklich unabhängigen Individuums notwendig ist, es kommen dagegen gar keine Prozesse hinzu, welche mit den infolge der Symbiose der Zellen an dieselben herangetretenen Anforderungen seitens ihrer Nachbarn und des ganzen Organismus, verknüpft sind und in vielen Fällen das eigentliche Leben der Zelle fast völlig verdecken. Es richtet sich ja in der Tat bei der Untersuchung einer beliebigen Drüsenzelle eines Metazoenkörpers, unser Augenmerk ganz von selbst nicht etwa auf das Eigenleben der Zelle, sondern auf ihre Funktion als spezielles Glied eines hochdifferenzierten Ganzen. Wenn wir z. B. eine Leberzelle wählen, so können wir an derselben die zur Selbsterhaltung notwendigen stofflichen Faktoren kaum erkennen; das Hauptinteresse an der Erforschung derselben ist vielmehr an die höchst komplizierte und ganz spezielle stoffliche Tätigkeit, wie Sekretion von Galle, Fermenten, Glykogenbildung, kurz etwa 10—12 gleichzeitig ablaufende chemische Prozesse gebunden, welche die Leberzelle einem chemischen Laboratorium vergleichbar machen (Hofmeister). Es ist aber andererseits ebenso evident, daß die Erforschung des Stoffwechsels eines Protozoon uns ganz eindeutige Ergebnisse gibt, indem ausschließlich Prozesse in Betracht kommen, welche zur Erhaltung des stofflichen Bestandes der Zelle selbst, resp. zu ihrem Wachstum führen.

Kapitel III.

Stoffimport.

Die Aufnahme von fremden Stoffen durch die Zelle geschieht sowohl in Form von Lösungen, wie auch in fester Gestalt. Der letztere Modus tritt allerdings in seiner Bedeutung, namentlich bei den Metazoenzellen im Vergleich zur Aufnahme der flüssigen Stoffe völlig in den Hintergrund.

Die Grundlage der stofflichen Beziehungen der Zelle zur Außenwelt, somit auch ihres typischen stofflichen Bestandes, bildet das sog. Elektivitätsvermögen derselben; jede Zelle vermag es, bestimmte Stoffe aus sehr verdünnten Lösungen des umgebenden Mediums aufzunehmen und bis zu bedeutenden Konzentrationen zu speichern, andere wieder, auch aus beliebig konzentrierten Lösungen zurückzuweisen, resp. von denselben unberührt zu bleiben.

So unverständlich und merkwürdig uns diese Eigenschaft der lebenden, und zwar nur der lebenden Zelle, auch vorkommen mag, so wurde durch die ausgezeichneten Untersuchungen von botanischer Seite, durch de Vries, Pfeffer und neuerdings Overton so viel Licht in die Gebiete hineingebracht, daß wir einem wirklichen Verständnis der hier waltenden Gesetzlichkeit ganz nahe getreten sind.

Es wurde bereits in dem Kapitel über physikalische Prämissen des Zellbaues und Zellenlebens hervorgehoben, daß die Erscheinungen der Osmose, der Plasmolyse, der Vakuolenbildung usw. uns zur Annahme einer besonders differenzierten oberflächlichsten Plasmaschicht — Pfeffer's Plasmahaut — zwingen, deren Eigenschaften, namentlich Permeabilitätsverhältnisse, die stofflichen Beziehungen der Zelle zur Außenwelt beherrschen. Die Plasmahaut, oder wenigstens ihre oberflächliche, hier allein in Betracht kommende Schicht, kann ein ultramikroskopisches Gebilde, d. h. auch für stärkste Vergrößerungen unsichtbar sein und nur mittelbar erschlossen werden, ihre Existenz darf trotzdem als ebensogut begründet angesehen werden, wie irgend eine andere, mit Notwendigkeit erschlossene Tatsache der exakten Wissenschaft. Der Schluß auf die Anwesenheit der Plasmahaut beruht, wie oben bereits hervorgehoben wurde, auf der Existenz zweier Klassen von Stoffen oder Stofflösungen, solcher, welche eine Plasmolyse erzeugen können, und anderer, welche es nicht vermögen. Die Plasmahaut ist für erstere Lösungen impermeabel, läßt mit anderen Worten nur das Wasser, nicht den gelösten Stoff durch. Solche Stoffe werden, in nicht isotonischen Konzentrationen angewandt, plasmolytische Erscheinungen an den Zellen erzeugen müssen. Die Lösungen der Stoffe der zweiten Kategorie können dagegen, in richtiger Weise angewandt, keine osmotischen Erscheinungen in der Zelle erzeugen, es existiert somit für dieselben keine osmotische, semipermeable Zellmembran oder was dasselbe ist, die Plasmahaut ist für

diese Stoffe durchlässig. Die Stoffe können in dieselbe diffundieren oder mit ihr Lösungen eingehen.[1])

Es galt nun in der unerschöpflichen Menge der ausprobierten Stoffe der ersten und zweiten Klasse, eine Gesetzlichkeit aufzudecken. welche für ihre Beziehungen zur Plasmahaut sich als maßgebend erweist. Diese Beziehungen zwischen der physikalisch-chemischen Beschaffenheit der Stoffe und der Durchlässigkeit der Plasmahaut für dieselben entdeckt zu haben, ist nun das große Verdienst OVERTON's.

Durch zahlreiche außerordentlich sorgfältige und scharfsinnige Experimente, auf die wir nicht näher eingehen können, konnte OVERTON den Satz aufstellen, daß die einzige, für die osmotische Eigenschaft der Stoffe maßgebende Eigenschaft derselben, in ihrer größeren oder geringeren Löslichkeit in sog. lipoiden Stoffen zu suchen ist. Lipoide Stoffe sind, nach OVERTON's Bezeichnung, Lecithin, Protagon, Cholestearin. Dieses, wider alle Erwartung als bestimmend erwiesenes Moment, läßt nur die eine Erklärungsmöglichkeit offen. die Plasmahaut besteht eben aus einer dünnsten Schicht von lipoiden Stoffen oder ist mit denselben imprägniert. Ist nun ein von außen eindringender Stoff in Lipoiden löslich, so wird er von der Plasmahaut in Form einer sog. festen Lösung aufgenommen, sogar gespeichert. Von der Plasmahaut kann er nun tiefer in das Zellinnere, in weiter zu besprechender Weise vordringen. Von sehr zahlreichen, durch OVERTON darauf geprüften Stoffen, bietet kein einziger eine Ausnahme aus dieser Regel, alle fügen sich vielmehr derselben und ihren sämtlichen Konsequenzen. Es kann somit der vollgültige Beweis als erbracht betrachtet werden, daß die stofflichen Beziehungen der Zellen zu den umspülenden Lösungen durch die Beschaffenheit der lipoiden Plasmahaut der Zelle beherrscht und reguliert werden.

Wenn uns somit die Erkenntnis der obwaltenden Gesetze des Stoffwechsels erschlossen wurde, so bleibt noch die zweite ebenso wichtige Aufgabe der weiteren Nachforschung überlassen; es ist noch vorderhand fast völlig unbekannt, welche Stoffe es sind, welche von der OVERTON'schen Regel einen tatsächlichen Gebrauch machen — mit anderen Worten, welche Stoffe und namentlich auch in welcher Form, die Zelle aus der normalerweise umgebenden Flüssigkeit als Nahrung aufnimmt. Die für die Versuche von OVERTON, PFEFFER u. A. zur Verwendung kommenden Stoffe spielen zum allergrößten Teile keine Rolle im normalen Stoffwechsel der Zelle, sind zum großen Teil Farbstoffe, Salze, Gifte usw. Aus den für den Lebensunterhalt der Zelle nachweisbar notwendigen Stoffen dringt nach den oben erwähnten Untersuchungen, der Zucker als solcher überhaupt nicht ein. da er plasmolysierend auf die Zelle wirkt; das nicht peptonisierte Eiweiß, soweit bekannt, ebenfalls nicht; über Peptone wurden, soweit aus der Literatur zu ersehen, noch keine plasmolytischen Versuche gemacht. Nicht einmal das wichtigste anorganische Salz — NaCl, wird als solches von der Zelle aufgenommen, da es plasmolysierend wirkt. Die Ergebnisse der plasmolytischen Versuche scheinen somit auf den ersten Blick im völligen Widerspruch zu den bekannten Tatsachen der Physiologie zu stehen, da ja die Notwendigkeit der oben erwähnten Nährstoffe für das Leben der Zelle als ganz feststehend gelten kann.

---

[1]) Es ist, selbstverständlich, das Verhalten dieser sehr leicht diffundierbarer Stoffe nicht mit den Colloiden zu verwechseln, welche infolge ihres fehlenden oder minimalen Diffussionsvermögens ebenfalls osmotisch indifferent sind.

Es könnte somitden Anschein erwecken, als ob die Plasmolyse — das einzige Kriterium von Overton und Pfeffer — zu ganz irreleitenden Schlüssen führen müßte und die Aufnahme der plasmolysierenden Stoffe trotzdem von statten gehe.

Die Erklärung dieser scheinbaren Widersprüche scheint jedoch in anderer Richtung zu suchen sein. Das reine Kochsalz wird z. B. von der Zelle verschmäht, da es plasmolysierend, somit in Lipoiden unlöslich ist; man hat jedoch allen Grund anzunehmen, daß verschiedene, uns freilich noch nicht näher bekannte Eiweißverbindungen des NaCl und anderer, z. B. wahrscheinlich der Eisensalze, sich ganz anders verhalten und vermöge ihrer Löslichkeitseigenschaften in die Zelle aufgenommen werden können. Dasselbe wird auch der Fall für den Zucker und die anderen Stoffe sein. Auch für Fette ist eine, wenn auch vorläufig völlig dunkle Umwandlung bei der Aufnahme in die Zelle anzunehmen. Es ist ja schon durch ältere Untersuchungen bekannt geworden, daß bei intensiver Fettfütterung, das Fett in Form feinster Tröpfchen sich wohl im Zelleib, nicht aber in der oberflächlichsten aufnehmenden Schicht der Darmzelle, im Cutikularbesatze, nachweisbar ist. Der Mechanismus der Fettaufnahme ist übrigens eine vorläufig noch recht rätselhafte Frage, deren Besprechung unten in weiterem Verlaufe Platz finden wird.

Worauf die nötigen chemischen Umwandlungen der aufzunehmenden Stoffe zurückzuführen sind, kann allerdings nur in einer ganz hypothetischen Form beantwortet werden, es werden wohl z. T. die von der Zelle selbst ausgeschiedenen, zum Teil wie Fermente wirkenden Stoffe sein, denen die Aufgabe zufällt die für die Aufnahme in die Zelle nötigen Umwandlungen zu bewerkstelligen.

Es bliebe noch schließlich zu erwähnen, daß die Aufnahmefähigkeit der Zelle für den wichtigsten Stoff — das Wasser — durch die Anwesenheit der Overton'schen Plasmahaut im vollen Maße gewährleistet wird, da ja das Lecithin, Protogon und Cerebrin in H_2O quellbar sind und das Aufnahmevermögen der Lanoline (Fettsäurecholesterinester) für H_2O bekannt ist.

Die Bedeutung des flüssigen Nahrungsimportes für freie einzellige Wesen ist sehr verschieden, je nach der näheren Beschaffenheit derselben. Die pflanzlichen, mit einer Cellulosemembran versehenen Zellen, sind selbstverständlich auf eine ausschließliche flüssige oder gasförmige Nahrung angewiesen; ersterem Bedürfnisse angepaßt, entwickeln sie auch eine weitgehende chemische Tätigkeit, chemischen Einfluß auf das umgebende Medium, welches sie in eine lösliche, d. h. der Aufnahme zugängliche Form verwandeln. Am bekanntesten sind die diesbezüglichen Prozesse bei Bakterien und anderen Pilzen. Alles was man als Fäulnis, Einschmelzung des festen Nährbodens, Verflüssigungen der erkrankten Gewebe bei Abszessen und Eiterbildungen kennt, ist ja nur das Erzeugnis von verschiedenen, durch die Zellen selbst ausgeschiedenen proteolytischen und anderen Fermenten. Da man, namentlich bei Kulturen der Bakterien, von chemisch streng definierten und homogenen Nährböden (z. B. Peptone, Blutserum etc.) ausgeht, kann man die durch die fermentative Tätigkeit der Bakterien erzeugten Verflüssigungen des Nährmediums sicher feststellen und chemisch untersuchen. Es bleibt jedoch, andererseits, völlig unbekannt, wieweit die uns vorliegenden verflüssigten Residuen des ursprünglichen Nährstoffes z. B. des Serums, zum Eindringen in den Zellenleib, somit zur Ernährung der Bakterien prädestiniert sind, oder ob es sich

nicht vielmehr nur um einen von mehreren Abspaltungsprodukten handelt, deren andere, uns unbekannt bleibende, von den Bakterien aufgenommen werden.

Die Protozoen sind fast ausschließlich auf feste Nahrung angewiesen, es hängt dieses mit ihrer Lebensweise im Wasser zusammen, welches wohl viel festes Nahrungsmaterial, wie Algen, Bakterien etc. aber naturgemäß nur sehr wenige gelöste Stoffe enthalten kann. Es sind aber immerhin mehrere parasitische Protozoenarten bekannt, denen infolge ständigen Aufenthaltes in einem, an gelösten Stoffen reichen Medium, wie z. B. Darminhalt usw., die für die Aufnahme von fester Nahrung nötigen Vorrichtungen fehlen (Sporozoa, parasitische Opalinen, Englenen).

Aber auch diejenigen Protozoen, welche, wie die Amöben und Infusorien, auf vorwiegend feste Nahrung angewiesen sind, können durch ihre gesamte Körperoberfläche auf dem Wege der Diffusion, gelöste Stoffe aufnehmen, wie dies sog. vitale Färbungen erkennen lassen. Wie sich durch Untersuchungen von PRZESMYCKI, PROWAZEK, FISCHEL und vielen Anderen ergeben hat, können viele Farbstoffe, namentlich die basischen Salze der Anilinfarbstoffe, in die lebende Zelle eindringen, da sie vermöge ihrer Lipoidlöslichkeit von der Plasmahaut nicht zurückgehalten werden (OVERTON). Das Zellplasma im allgemeinen und namentlich der lebende Zellkern scheinen allerdings kein Aufspeicherungsvermögen für die Farbstoffe zu besitzen, bleiben somit so gut wie farblos. Die in jeder Protoplasmazelle so reichlich vorhandenen granulären und vakuolären Einschlüsse nehmen dagegen um desto begieriger manche Farbstoffe, namentlich das Neutralrot auf, vermögen sogar dasselbe bis zu bedeutenden Konzentrationen zu speichern (PROWAZEK). Es ist natürlich durch diese Tatsache allein die Durchlässigkeit der Zelloberfläche der Protozoen wenigstens in Bezug auf einige Farbstoffe direkt erwiesen. Da man die Färbung der Granula durch Neutralrot als einfache Lösung der Farbe in der Granulasubstanz auffassen muß, die Farbe bis dahin durch das Zellplasma auf dem Wege der Diffusion vordringt, die Durchlässigkeit der Zelle nach der OVERTON'schen Regel auf den Lösungsverhältnissen in der Plasmahaut beruht, so hat man natürlich allen Grund anzunehmen, daß der Protozoenleib im selben Maße wie für die Farbe, auch für eine Anzahl anderer Stoffe zugängig sein muß.

Ob irgend welche Stoffe unter normalen Umständen für die Ernährung des Protozoenleibes in Betracht kommen, bleibt natürlich dahingestellt, ebenso, wie auch die Frage, ob den Protozoen in ähnlicher Weise wie Bakterien, die Fähigkeit von Fermentbildung nach außen zukommt. Letzteres ist jedoch an und für sich sehr unwahrscheinlich, da, wie ja bereits oben erwähnt, die Protozoen auf eine vorwiegend feste Nahrung angewiesen sind. Für die Untersuchung der Wege und Mittel zur Aufnahme der letzteren, bieten uns die Amöben und Rhizopoden ein klassisches Objekt.

A. Aufnahme fester Nahrung.

Die Nahrungsaufnahme der Sarkodina wurde in zutreffender Weise schon von M. SCHULTZE, PFEFFER, BERTHOLD und vielen anderen Autoren geschildert. In der neuesten Zeit wurde unsere Kenntnis durch die eingehende Analyse RHUMBLER's erweitert und vertieft:

auch die physikalisch-chemische Erklärung der amöboiden Bewegungen bei der Nahrungsaufnahme, welche im Prinzip durch die früheren Untersucher erkannt wurde, hat durch die Arbeiten von Verworn, Rhumbler und Jensen eine sehr detaillierte Ausarbeitung erfahren.

Man kann im allgemeinen mit Rhumbler zusammen, zwei Arten von Nahrungsaufnahme seitens der Sarkodina unterscheiden: Nahrungsumfließung, wobei die letztere relativ unbeweglich bleibt und der nähere Kontakt durch aktiven Formwechsel der Zelle erfolgt, und Nahrungsimport, bei welchem die Nahrung von dem relativ unbeweglichen Protozoon in sein Inneres hineingezogen wird.

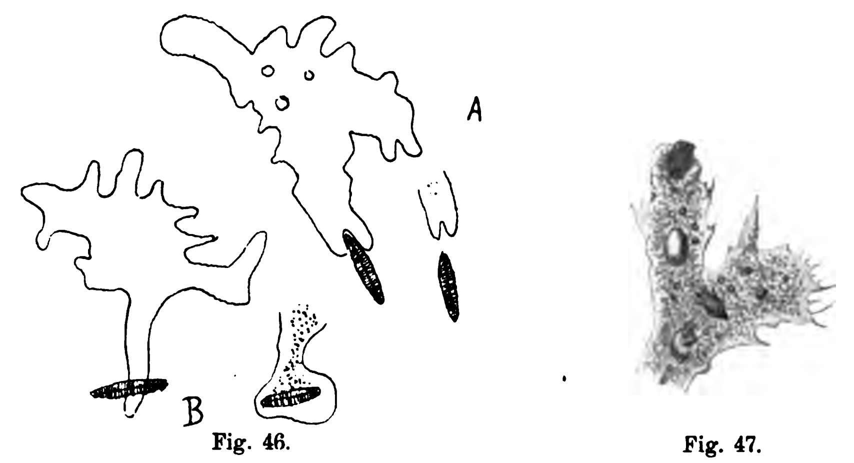


Fig. 46. Fig. 47.

Fig. 46. Eine Amöbe eine Diatomee verschlingend. Die Diatomee wurde anfangs vom schmalen Ende gefaßt und konnte entschlüpfen (*A*). Darauf hin wurde dieselbe vom breiten Rande (*B*) gefaßt und umflossen. (Nach Rhumbler '98.)

Fig. 47. Nahrungsaufnahme eines Plasmodiums. Im Innern verschiedene Nahrungskörper. (Nach Pfeffer '97.)

Die Umfließung der Nahrung ist der gewöhnliche Modus bei allen Rhizopoden, Radiolarien, Heliozoen und leichtflüssigen Amöben. Sobald ein Nahrungspartikel mit einem Pseudopodium in Berührung kommt, wird er vom letzteren vermöge seiner klebrigen Oberfläche festgehalten; durch lebhaftes Plasmazufließen, welches sich auch durch die Körnchenströme kundgibt, nimmt das Pseudopodium in kurzer Zeit stark an Volum zu und schließt allmählich durch Umfließen das Nahrungskörperchen ein (Fig. 46 u. 47). Die beim Umfließen tätige Plasmamenge wird noch durch zahlreiche Anastomosen seitens der benachbarten Pseudopodien um ein bedeutendes vermehrt. Ist nun der Nahrungskörper allseitig umflossen, so wird er in vielen Fällen durch Kontraktion oder Zurückfließen der ganzen Plasmamasse in den centralen Körperabschnitt, resp. in die Schale hineingezogen. In vielen Fällen, namentlich bei Rhizopoden, findet die Verdauung des aufgenommenen Stückes auf Ort und Stelle statt. Daß speziell die klebrige Oberfläche der Pseudopodien von großer Bedeutung für das Festhalten des Nahrungskörper sein kann, tritt am deutlichsten bei einem Infusorienfang hervor: die Ciliate macht verzweifelte Anstrengungen um sich loszumachen, bleibt aber wie eine Fliege am Fliegenstock fest kleben und wird auf Ort und Stelle umflossen und verdaut. (Fig. 48.)

Die Bildung der Nahrungsvakuolen bei verschiedenen Protozoen läßt sich mit aller erwünschten Deutlichkeit verfolgen. Wird ein Nahrungspartikel von amöboid fließendem Protoplasma umgeben, so schließt sich dasselbe über den aufgenommenen Fremdkörper und letzterer dringt in die Tiefe. Das mit dem Fremdkörper gleichzeitig in das Zellinnere eingedrungene Ektoplasma läßt sich noch eine Zeitlang als solches erkennen (RHUMBLER Fig. 4 S. 5), geht jedoch schließlich spurlos im mehr flüssigem Endoplasma auf. Ist nun der

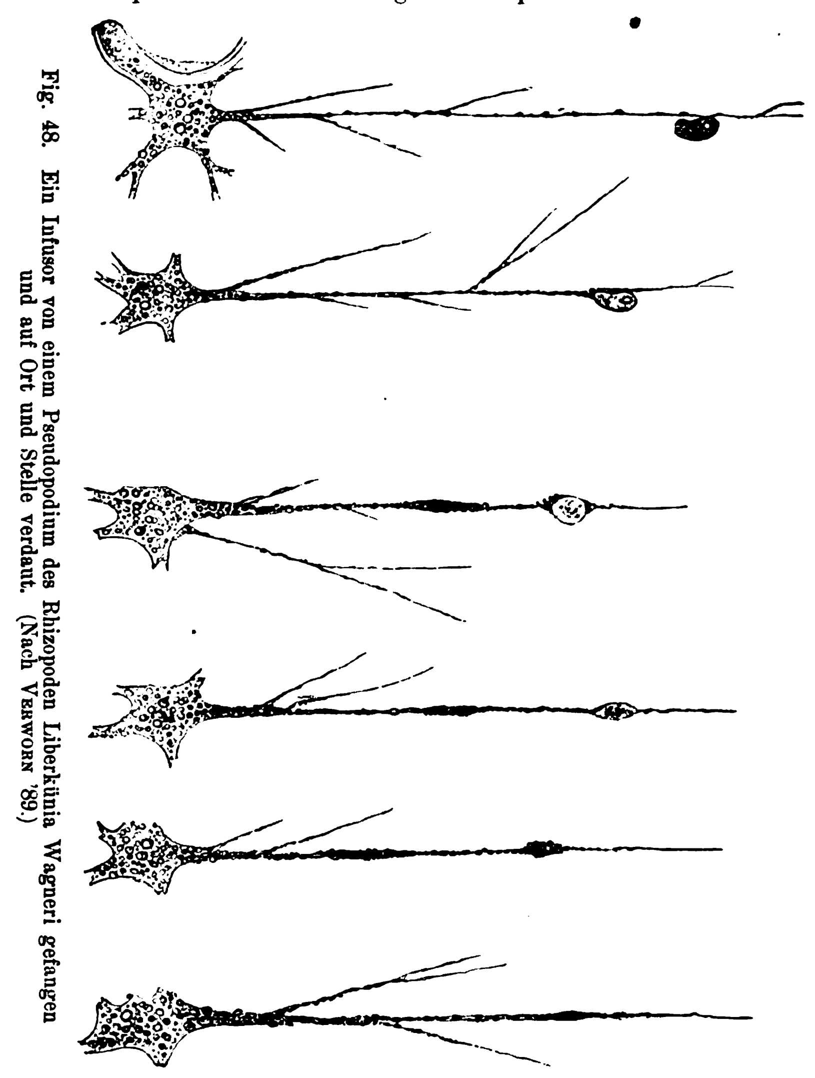


Fig. 48. Ein Infusor von einem Pseudopodium des Rhizopoden Liberkünia Wagneri gefangen und auf Ort und Stelle verdaut. (Nach VERWORN '89.)

aufgenommene Körper im Plasma löslich, oder wird er von demselben allmählich oder gänzlich verdaut, so entsteht um ihn herum, eine deutlich begrenzte, sphärische Vakuole (PFEFFER).[1]) Die Möglichkeit

[1]) NEMEČ (Sitz. bot. Gesellschaft 1901) konnte auch an hautumkleideten Zellen durch Plasmolyse Vakuolen erzeugen.

der Neubildung echter Vakuolen wurde ganz besonders von PFEFFER, im Gegensatze zu andern Untersuchern, wie DE VRIES u. A. hervorgehoben.

Die Vakuolenbildung der Infusorien geht in einer wesentlich anderen Weise vor sich. Durch das starke Schlagen der Wimpern und Membranellen wird ein kontinuierlicher Wasserstrom mit suspendierten festen Teilchen, Bakterien usw. in das sog. Cytostoma und von da in den Cytopharynx eingestrudelt und gelangt schließlich in das flüssige Endoplasma; die Nahrungspartikel samt dem mitgespülten Wasser werden nun zu einer Nahrungsvakuole geformt, welche sich vom Schlunde loslöst und von der Strömung des Endoplasmas (der sog. Cyklose) mitgerissen wird. (Fig. 50.)

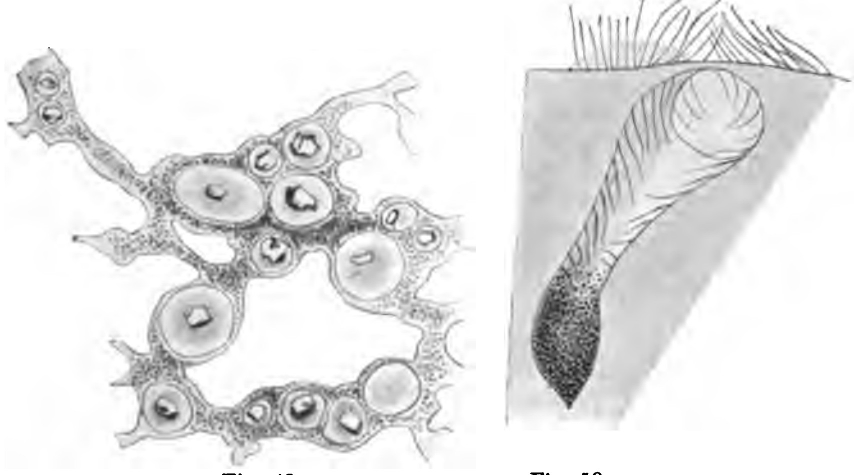


Fig. 49. Fig. 50.

Fig. 49. Stück eines Plasmodiums von Chondrioderma difforme (Myxomycete) (nach PFEFFER '91). Durch partielle Auflösung aufgenommener Asparaginkrystalle sind künstliche Vakuolen im Plasma entstanden.

Fig. 50. Hineinstrudeln von Tuschepartikeln in den Cytopharynx des Carchesium: die Nahrungsvakuole steht im Begriffe sich abzuschnüren. (Nach GREENWOOD '94.)

Wie schon von älteren Untersuchern erwähnt und in neuerer Zeit von VERWORN und JENSEN in ausführlicher Weise geschildert wurde, geht bei der Aufnahme von ungelösten Stoffen durch die Pseudopodien der Rhizopoden, ein Stadium der Expansion derselben einer nachfolgenden Kontraktion voran. Durch erstere wird das Umfließen des Fremdkörpers, durch letzteres sein centripetaler Import gegen den Zellkörper bewerkstelligt.

Es ist für unsere Auffassung und Verständnis der Nahrungsaufnahme durch Filipodien, von größter Wichtigkeit, daß das Umfließen des Fremdkörpers, das Festhaften desselben an dem vorgeflossenen Pseudopodium und namentlich sein centripetaler Import, von der chemischen Natur des betreffenden Körpers abhängt und daß dem Rhizopoden ein Wahlvermögen zu eigen ist, welches auf den ersten Blick den Stempel eines bewußten Willens zu tragen scheint. Es werden namentlich nur Nahrungskörper vom Protoplasma der Rhizopoden fest umflossen und in den Körper importiert. Wird ein indifferenter

Körper, z. B. ein Glassplitter, zufällig in das Pseudopodium eingeschlossen, so folgt nur ausnahmsweise eine kontraktorische Zurückziehung des letztern. Der Glassplitter wird wohl auf eine kurze Strecke mitgeschleift, fällt aber meistens wieder heraus. Kurz, ein chemisch indifferenter Körper vermag den typischen Komplex der für die Nahrungsaufnahme bestimmten Bewegungen nicht auszulösen (Jensen).

In einer ganz anderen Weise geschieht die Aufnahme von Nahrungskörpern, sei es lebender Organismen, wie z. B. Algen und Infusorien (s. o.) oder toter Stoffe, wie Amylumkörper, Nukleinbrocken etc.

Nach Jensen's Schilderung werden, auf ausgestreckte Pseudopodien eines Orbitolites ausgestreute Stärkekörper in kurzer Zeit von den sich allmählich kontrahierenden Pseudopodien centripetalwärts mitgeschleppt. Die stärkeführenden Fäden verkürzen sich so lange, bis die ganze Stärkemasse am Schalenrand angekommen ist und durch die kleinen Pylome nicht weiter treten kann. In den nächstbenachbarten Plasmafäden findet in derselben Zeit eine lebhafte centrifugale Plasmaströmung statt, welche schließlich zur Aufnahme der noch liegen gebliebenen Stärkekörner führt. Niemals sieht, man aber ein Stärkekorn in c e n t r i f u g a l e r Richtung mitgeschleppt wie es so häufig an Quarz, Glaskörnern usw. zu beobachten ist.

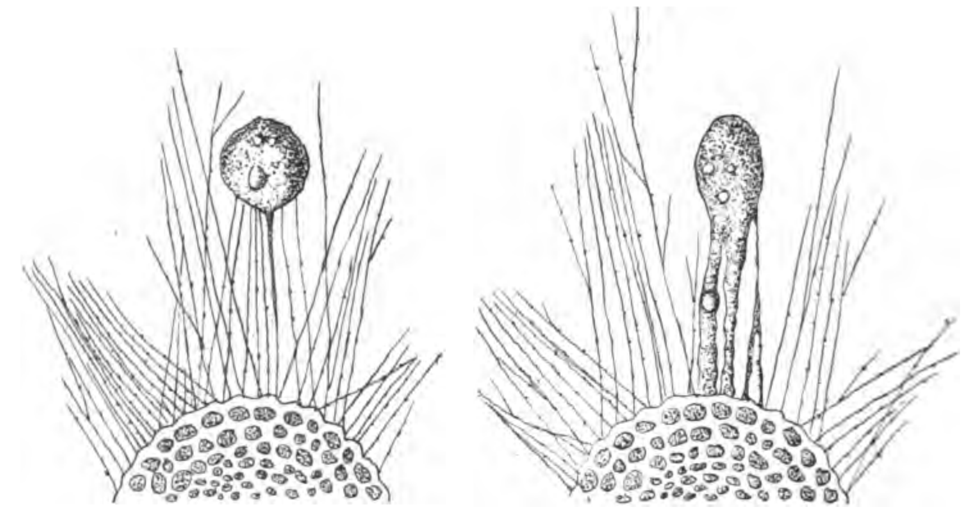


Fig. 51. Aufnahme eines, seinem eigenen Körper gehörenden, abgetrennten Plasmaklumpens durch Pseudopodien eines Orbitolites: kurze Zeit nach Berührung des Plasmaklumpens durch die Pseudopodien, strömt derselbe in breiten Massen centripetalwärts hinein. (Nach Jensen '901.)

Es ist somit unleugbar ein chemischer, von der Stärke, Nuklein etc. ausgehender Reiz, welcher das Protoplasma der Rhizopoden zur Expansion und nachträglicher Kontraktion, kurz zur aktiven Aufnahme des Körpers, veranlaßt (Jensen).

Von hohem Interesse ist das Verhalten der Pseudopodien zu degenerierenden Protoplasmamassen. Wir verdanken Jensen die Kenntnis der merkwürdigen Tatsache, daß zwischen Zellen derselben Art individuelle physiologische Unterschiede existieren, welche sich u. a. darin äußern, daß ein kernhaltiges Bruchstück eines

Rhizopoden wohl mit seinem abgetrennten kernlosen Fragment, nicht aber mit einem Plasmaklumpen, welcher von einem anderen Individuum derselben Art stammt, zusammenfließen vermag.

Die Aufnahme der degenerierenden, kernlosen Plasmamassen ist nun verschieden, je nach dem Degenerationsstadium derselben.[1]) Ein Orbitolites nimmt Pseudopodienmassen des ersten Degenerationsstadiums nur in dem Falle auf, wenn es sich um seine eigene, von ihm abgetrennte Körpersubstanz handelt; Pseudopodien von anderen Orbitolitesindividuen oder gar einer anderen Rhizopodenart, werden verschmäht, indem sie eine lebhafte kontraktorische Erregung hervorrufen. Die Aufnahme seiner eigenen Plasmamasse geschieht dagegen sehr begierig, und zwar um so lebhafter, als die degenerierende Plasmamasse durch die Eigenbewegung die Einverleibung unterstützt (Fig. 51). Sie ergießt sich kurz nach der Berührung in breiten Strömen auf die normalen Pseudopodien. In der Aufnahme der kernlosen Plasmamassen des weiteren Degenerationsstadiums (24—48 Stunden) ist nun die Herkunft der aufzunehmenden Substanz gleichgültig.

Die Angaben von Jensen über das sehr ausgesprochene Wahlvermögen der Rhizopoden im Bezug auf Aufnahme der dargebotenen Nahrung stehen in ziemlich schroffem Gegensatze zu den Erfahrungen zahlreicher Forscher über Mycetozoen und Amöben. Nach übereinstimmenden Angaben von de Bary, Cienkowsky, Pfeffer für erstere, von Verworn und namentlich Rhumbler für beschalte und nackte Amöben, dringen die allerverschiedensten löslichen und unlöslichen, verwertbaren und wertlosen Substanzen, Quarzkörner, Gypskristalle, Karminkörnchen etc. in das Körperplasma hinein. Es fällt allerdings bei den letztgenannten Organismen ein für die Rhizopoden sehr wichtiger Faktor der Nahrungsaufnahme — der Wechsel des Expansions- und Kontraktionsstadiums, wenigstens in der bei Orbitolites so scharf ausgesprochenen Form, weg.

Nach Pfeffer's Schilderungen kommen für die Aufnahme fester Körper in das Plasmodium namentlich mechanische Momente in Betracht, indem die aufzunehmenden Körper, sei es durch das Gewicht oder durch den Widerstand, welchen sie der Fortbewegung des Plasmodiumzweiges entgegensetzen, in dasselbe gepreßt werden.

Die Entbehrlichkeit chemischer Reize zur Erzielung der Aufnahme ergibt sich nach Pfeffer ohne weiteres aus dem Eintritt ganz unlöslicher Partikel, ebensowenig ist ein eigentlicher Kontaktreiz notwendig. Obwohl Pfeffer die Adhäsion des Partikels an das Plasmodium, als bei der Aufnahme zuweilen mitwirkend, gelten läßt, kann seiner Ansicht nach, die Benetzung und damit zusammenhängende Ausbreitung des Plasmodiums um den Fremdkörper nicht den entscheidenden Faktor abgeben.

Mit dieser Feststellung stellt sich Pfeffer in schroffen Gegensatz zu Berthold und wie sich im weiteren ergeben wird, zu Rhumbler. Die spezielle Schilderung der Nahrungsaufnahme wurde von Rhumbler an der sehr dickflüssigen Amoeba verrucosa durchgeführt; das gallertige Plasma derselben fließt außerordentlich langsam, so daß zur Aufnahme eines bloß 25 μ großen Zoogleahaufens die Amöbe bis zu 5 Minuten Zeit braucht. Der beim Umfließen eines Partikels entstehende, in das Zellumen sich einsenkende Ektoplasmamantel bleibt noch einige Zeit lang als Hülle um den Fremdkörper herum bestehen und fällt erst allmählich einer Verflüssigung anheim. Die Einziehung der Nahrung durch die Amoeba verrucosa läßt sich

[1]) Abgetrennte Pseudopodienbündel der Rhizopoden lassen nach Verworn's Untersuchungen zwei Degenerationsstadien unterscheiden: Im ersten bleibt dem abgetrennten kernlosen Plasma ein annähernd normaler physikalischer Zustand erhalten: es können in demselben vermöge der Oberflächenkräfte Bewegungen und Formveränderungen ausgelöst werden, — es macht sich jedoch bereits eine Zunahme kleiner Vakuolen merkbar. Das zweite Stadium der Degeneration äußerst sich in einem Körnchenzerfall des Wabengerüstes in kleine Kugelchen, der Inhalt der Vakuolen gerinnt und bildet schließlich einen lockeren, flockigen Schleim (Verworn, Der körnige Zerfall, '96).

mit besonderer Deutlichkeit bei ihrer Fütterung mit Oscillariafäden wahrnehmen. Die Amöbe legt sich der Breitseite des sehr elastischen und resistenten Fadens an und hüllt denselben allmählich in einen Ektoplasmamantel ein (Fig. 52). Es beginnt nun die Einziehungsarbeit des langen Fadens in das Zellinnere, welche durch wiederholtes Einknicken eines vorgestreckten, einen Fadenabschnitt einhüllendes Pseudopodiums und Verschmelzen des letzteren mit dem Amöbenkörper geschieht. Durch mehrfache Knickungen wird schließlich der lange Faden völlig eingerollt und von dem mit ihm in die Tiefe eindringenden Ektoplasma noch weiter zusammengepreßt. Die Amöbe vermag auch mehrere Fäden gleichzeitig zu ergreifen und auf die geschilderte Weise in ihr Inneres einzuführen.

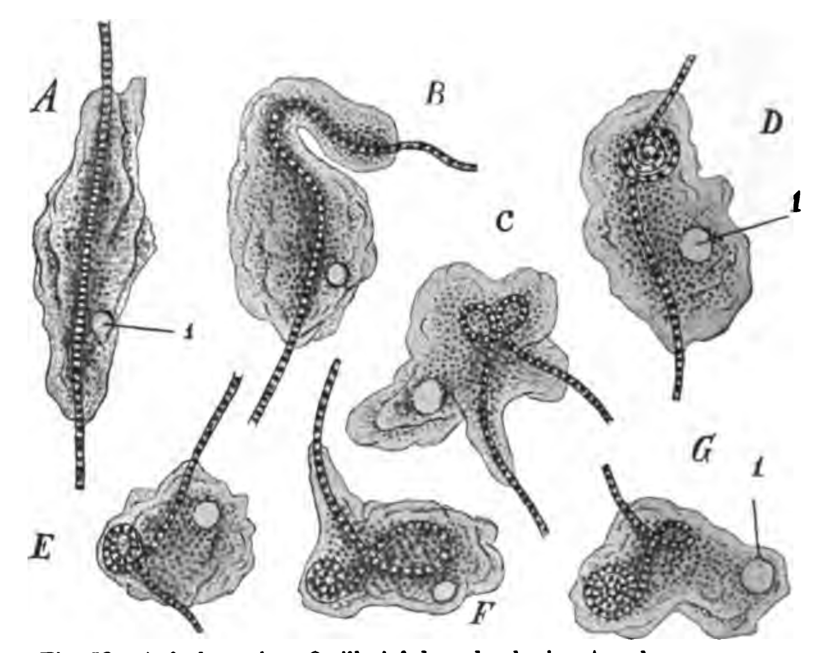


Fig. 52. Aufnahme eines Oscillariafadens durch eine Amoeba verrucosa. (Nach Rhumbler '98, aus Lang '901.)

Wenn wir die zahlreichen im obigen angeführten Beobachtungen von Cienkowski, Pfeffer, Berthold, Jensen, Verworn und Rhumbler zusammenstellen und uns zunächst die Frage aufwerfen, inwiefern der aktive Nahrungsimport der Sarkodina auf den physikalisch-chemischen Eigenschaften der Körperoberfläche beruht und aus derselben erklärt werden kann, so müssen wir bei deren Beantwortung zwei Punkte gesondert, jeden für sich berücksichtigen. Es wird zunächst zu untersuchen sein, ob ein Komplex von physikalisch oder chemisch wohl charakterisierbaren Eigenschaften der Zelloberfläche für die Erklärung der vorliegenden Erscheinungen als genügend angesehen werden darf, und, zweitens, ob solche Eigenschaften und ihre notwendig werdenden mannigfachen Aenderungen tatsächlich bei den Sarkodinen vorzuliegen scheinen.

Es wurde schon von den älteren Untersuchern, namentlich auch

von BERTHOLD in einleuchtender Weise dargetan, daß in den Fällen, wo der Fremdkörper von der Oberfläche der Amöbe benetzt wird, letztere denselben notwendigerweise umfließen muß; da die Adhäsion einer Flüssigkeit sowohl zu chemisch aktiven, als auch zu den völlig indifferenten Körpern sehr bedeutend sein kann, so erklärt sich der Import so verschiedener Gebilde wie Quarz, Glas, Stärke, Bakterien usw. Handelt es sich um einen löslichen Körper, so können die gelösten Partikel desselben die Kapillaritätskonstante der Amöbenoberfläche, somit auch ihre Adhäsion und Kohäsionsverhältnisse ändern. Nimmt durch eine lokalisierte Konzentrationsdifferenz in der Umgebung des lösbaren Stoffes die Oberflächenspannung der zugekehrten Seite der Amöbe ab, so muß das Ektoplasma gegen den Körper zuströmen und ihn um desto schneller und energischer umfließen — ein Umgekehrtes findet selbstverständlich bei einer eventuellen Zunahme der lokalisierten Oberflächenspannung statt. Dadurch ist schon eine ausreichende Erklärung für das von JENSEN beobachtete und auch richtig gedeutete Wahlvermögen der Pseudopodien angebahnt. Daß das Erfassen und Umfließen der Nahrung tatsächlich von den Adhäsionsverhältnissen abhängt, ergibt sich schon aus der von RHUMBLER festgestellten Tatsache, daß eine Uebersättigung einer Amöbe überhaupt nicht stattfindet, daß sie vielmehr ganz nutzlose Fremdkörper, wie z. B. Karminpartikel in derartigen Massen aufnehmen, daß schließlich kein Platz mehr für Nahrung übrig bleibt und die Tiere Hungers sterben.

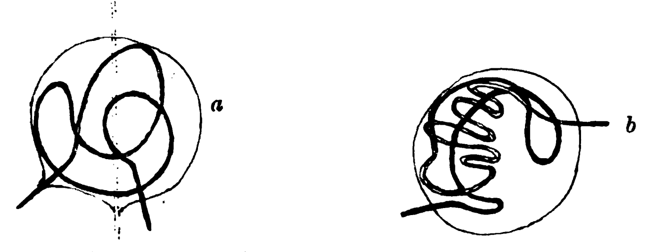


Fig. 53. Nachahmung der Aufnahme eines Oscillariafadens durch eine Amöbe (nach RHUMBLER '98). Ein Schellackfaden wird auf einen Chloroformtropfen in H_2O aufgelegt (*a* punktierte Linie). Infolge guter Benetzung des Schellacks wird der Faden eingezogen und eingerollt (*a* und *b*).

Die anscheinend so wunderbar komplizierten Vorgänge der Aufnahme und Aufrollung eines Oscillariafadens seitens der Amoeba verrucosa wurden von RHUMBLER in einer sehr scharfsinnigen Weise an künstlichen Modellen nachgeahmt. Ein im Wasser liegender kleiner Chloroformtropfen nimmt einen langen Schellackfaden auf und vermag ihn einzurollen (Fig. 53). Es findet dabei auch eine gewisse Analogie der Verdauuung statt, indem der Schellack in Chloroform langsam löslich ist und dadurch während seines Aufenthaltes biegsam wird, eine auch von dem halbverdauenden Oscillariafaden erfüllte Vorbedingung des Einrollens. Die Unterschiede im Charakter der Aufknäulung zwischen dem Oscillariafaden und dem Schellackfaden lassen sich nach RHUMBLER durch nachträgliche Zusammenpressung des ersteren durch das mitrückende Ektoplasma erklären.

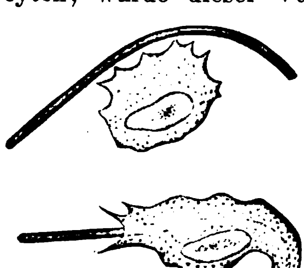
Es ist, soweit man übersehen kann, bis jetzt keine einzige Tatsache oder Erscheinung des Importes fester Partikel durch amöboide Zellen be-

kannt geworden, welche den von vielen Forschern zur Erklärung herangezogenen Eigenschaften der Oberflächenschicht, resp. Oberflächenkräften des Organismus widersprechen soll, es darf dabei allerdings nicht außer Acht gelassen werden, daß komplizierte innere chemische Prozesse, ständige Aenderungen im Verhalten, namentlich auch in der Größe der Kapillaritätskonstante der Oberflächenschicht des amöboiden Plasmas, und namentlich eine Anomogeneität derselben erzeugen müssen.

Es ist auch außerdem in sehr vielen Fällen die Oberfläche des Protoplasmas nicht einem Oberflächenhäutchen einer homogenen Flüssigkeit vergleichbar, das Ektoplasma besitzt vielmehr, wie namentlich bei Amoeba verrucosa so deutlich zum Vorschein kommt, ihre eigenen vom Endoplasma scharf differenzierten stofflichen und physikalischen Verhältnisse, wodurch natürlich die Tatsache nicht beeinträchtigt wird, daß das Ektoplasma aus dem Endoplasma jederzeit entstehen und wiederum in dasselbe aufgehen kann (vgl. Kap. I u. II).

Es war von vornherein zu erwarten, daß die Leukocyten der Metazoen, welche je in ihrem aktiven Formwechsel eine so frappante Analogie mit nackten Amöben bieten, auch in Bezug auf Aufnahme fester Partikel mit letzteren sich als fast identisch erweisen. Eine ähnliche Aufnahme findet auch tatsächlich und zwar in sehr ausgedehntem Maße statt und scheint zu den vornehmsten Schutzvorrichtungen des Metazoenorganismus gegen fremde Eindringlinge, namentlich Bakterien zu gehören.

Durch METSCHNIKOFF, den Entdecker dieser Fähigkeit der Leukocyten, wurde dieser Vorgang als Phagocytose bezeichnet. Die Phagocytose bezieht sich sowohl auf Aufnahme lebender Organismen (Bakterien) als auch toter Zerfallsprodukte bei entzündlichen degenerativen Prozessen usw.



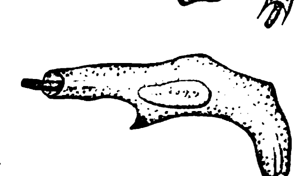
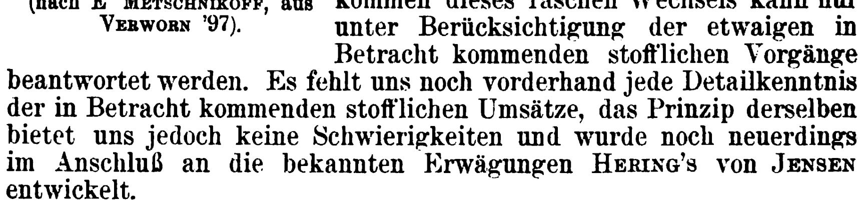


Fig. 54. Ein Milzbrandbazillus wird von einem Froschleukocyt umflossen (nach E METSCHNIKOFF, aus VERWORN '97).

Wenn wir noch einmal die amöboiden Organismen ins Auge fassen, welche, wie z. B. die großen Rhizopoden (Orbitolites etc. s. o.) ohne in Betracht kommenden Ortswechsel ihre Pseudopodienbündel gegen die dargebotene Nahrung vorstrecken (Expansionsstadium — VERWORN) und nach erfolgter Nahrungsaufnahme dieselben wieder einziehen (Kontraktionsstadium), so kann es sich, nach der von uns angenommenen Erklärungsweise, in letzter Instanz nur um einen schnell erfolgenden Wechsel der Oberflächenspannungsverhältnisse der betreffenden Pseudopodien handeln. Die Frage nach dem Zustandekommen dieses raschen Wechsels kann nur unter Berücksichtigung der etwaigen in Betracht kommenden stofflichen Vorgänge beantwortet werden. Es fehlt uns noch vorderhand jede Detailkenntnis der in Betracht kommenden stofflichen Umsätze, das Prinzip derselben bietet uns jedoch keine Schwierigkeiten und wurde noch neuerdings im Anschluß an die bekannten Erwägungen HERING's von JENSEN entwickelt.



Wir können im allgemeinen die stofflichen Vorgänge im Protoplasma

als Assimilations- und Dissimilationsarbeit unterscheiden (HERING). Erstere schafft vorwiegend durch Synthese hochmolekuläre Verbindungen, den sog. überwertigen Zustand des Plasmas, letztere — durch Zerfall dieser Verbindungen in niedrig molekuläre — einen unterwertigen.

Da nun der Normaldruck und Oberflächenspannungskonstante dem Quadrat der Anzahl der zusammenwirkenden Moleküle proportional ist, so wird der überwertige Zustand des Plasmas die Abnahme der eben angeführten Größen m. a. W. eine Expansionsbewegung des relativ überwertigen Plasmas, die lokale Unterwertigkeit — das Entgegengesetzte, d. h. eine Einziehung des Vorgestreckten zur Folge haben.

Geht man nun bei der Betrachtung der Vorgänge der Stärkeaufnahme durch Rhizopoden (S. 112) von der Erwägung aus, daß die beginnende Verdauung des Amylums höchst warhrscheinlich mit Assimilationsvorgängen, somit mit dem Zustande der Ueberwertigkeit einhergehen muß, so wird die anfängliche Expansion der Pseudopodien erklärlich. Beginnt nun, wie es ja ganz allgemein die Regel zu sein scheint (PFLÜGER), als Folge der gesteigerten Assimilation, eine autonome absteigende Veränderung, eine Dissimilation, so tritt ein Umschlag der Bewegung der Pseudopodien, der Beginn der Kontraktion und Einziehens derselben auf (das Nähere über Pseupodienbewegung s. Kap. II).

Die ausschlaggebende Bedeutung der Assimilationsvorgänge des Protoplasmas für seine Expansions- resp. Kontraktionsbewegungen, resp. für die Stoffaufnahme, wurde von JENSEN in einer sehr eleganten Weise, auf Grund der durch VERWORN u. A. (vgl. Kap. IV) ermittelten Tatsachen nachgewiesen. Durch zahlreiche Arbeiten der 80 er Jahre (BALBIANI, MAUPAS, GRUBER, HOFER, NUSSBAUM, VERWORN) wurde eine wichtige Funktion des Kernes, wenigstens für einzellige Wesen in der Richtung klargelegt, daß vom selben regelmäßig die für den normalen Stoffwechsel der Zelle notwendigen Stoffe geliefert werden, durch die allein die Assimilationsvorgänge des Plasmas ermöglicht werden, die Dissimilierung scheint durch den Kernverlust weniger geschädigt zu werden. Es ergab sich nun nach JENSEN's Versuchen, daß ganz frisch abgeschnittene Pseudopodienbündel eines Orbitholites, fast momentan die Fähigkeit zur Aufnahme der Stärkekörner einbüßen. Bei der kurz nach der Operation erfolgenden, gesteigerten Centrifugalströmung der Plasmafäden, werden die Stärkekörner meistens beiseite gelassen oder sogar centrifugalwärts fortgeschoben, ein centripetaler Import der Stärke findet dagegen nie statt, auch in den Fällen nicht, wo den abgeschnittenen Pseudopodienmassen die nachträgliche Vereinigung mit ihrem Muttertiere gewährt wird, wobei lebhafte centripetale Strömungen der neu vereinigten Plasmafäden auftreten: die Substanz derselben fließt überall aus den Stärkehäufchen heraus und läßt dieselben an Ort und Stelle liegen.

Wenn wir von der ausgesprochen phagocytären Tätigkeit der Leukocyten absehen, so ist die Geltung und Ausdehnung des amöboiden Nahrungsimportes bei den anderen Metazoenzellen, eine noch vielfach umstrittene und jedenfalls sehr dunkle Frage. Es wurde die Untersuchung vielfach auf Irrwege schon dadurch geführt, daß man Stoffe für unlöslich hielt, die es in Wirklichkeit unter den, im Organismus vorkommenden Bedingungen gar nicht sind, und von dieser falschen Annahme ausgehend, ihre Einverleibung nur auf dem Wege der amöboiden Aufnahme erklären zu können glaubte. Es galt ja bis vor kurzem und gilt in weiten Kreisen noch auch heute, daß die Löslichkeit

eines Stoffes im Wasser als das für seine Resorptionsmöglichkeit einzig notwendige und maßgebende Moment anzusehen ist. Daß diese Annahme durchaus irrig ist, dürfte eigentlich schon längst aus den Ergebnissen der bereits älteren plasmolytischen Untersuchungen von DE VRIES, PFEFFER u. A. gefolgert worden sein. Die notwendige sich daraus ergebende Konsequenz wurde jedoch bis jetzt noch nicht gezogen, ebensowenig wie die vorzüglichen, auch auf tierische Gewebe sich erstreckenden Beobachtungen und Versuche von OVERTON, genügende Beachtung fanden.

Es steht somit zu erwarten, daß schon die nächste Zeit bedeutende Wandlungen in unsere Vorstellungen von den Aufnahmewegen und Aufnahmemöglichkeiten der als „unlöslich" geltenden Stoffe mitbringen wird,[1]) und daß speziell die Aufnahme von Fett und Eisensalzen, welche als ungelöste Rätsel der heutigen Forschung angesehen werden, aufhören solche zu sein — es ist ja große Hoffnung vorhanden, daß die durch OVERTON aufgedeckten Beziehungen der Löslichkeitsverhältnisse in Lipoiden zur Aufnahmefähigkeit seitens der Zellen, die Frage über Fettaufnahme, vielleicht auch über diejenige unlöslicher Salze in einfachster Weise lösen werden; — diesbezügliche Untersuchungen liegen allerdings vorderhand noch nicht vor.

Was speziell die Resorption des Fettes durch die Darmepithelien betrifft, so sprechen nur die älteren, mit unzulänglichen Untersuchungsmethoden gewonnenen Angaben, für eine Aufnahme feinster Emulsionskügelchen durch amöboid vorstreckbare Fortsätze des Cutikularsaumes der Epithelien. Wenn auch der amöboide Charakter derselben von einigen neueren Autoren zugegeben wird (s. ZIMMERMANN u. A. s. o. S. 54 Fig. 27) so konnten deutliche mikroskopische Bilder von Stoffaufnahme durch dieselben bis jetzt nicht gewonnen werden. An den fixierten Präparaten durch Darmzotten bei lebhafter Fettresorption, gelingt der mikroskopische resp. mikrochemische Nachweis des Fettes nur i n n e r h a l b des Zellleibes, der regelmäßige Cutikular- oder richtiger, Bürstenbesatz bleibt stets völlig fettfrei (ALTMANN, KREHL, NICOLAS u. A.). Es bleibt somit bis auf weiteres nur die Annahme übrig, daß das Fett in einer eigentümlichen, noch nicht genügend aufgeklärten Lösungsform von der Zelloberfläche aufgenommen wird, wobei es sich dem mikrochemischen Nachweis entzieht, um sich nach seiner Aufnahme im Zellenleibe wieder abzuspalten. Ob die entsprechenden Veränderungen der Fette (ihre Verseifung usw. nach PFLÜGER) ein noch extracellulärer Vorgang sind und vollständig im Darmlumen ablaufen, oder ob nicht vielmehr das Fett, als solches, eine feste Lösung mit der Substanz der Cutikularstäbchen eingeht, bliebe noch zu entscheiden.

Die Aufnahme fester Nahrungs- und Substanzpartikel ist eine weitverbreitete Erscheinung in den Darmzellen sehr verschiedener niederer Tiere, besonders der Coelenteraten, Würmer usw., bei welchen die Verdauung der Nahrung zum großen Teile nicht extracellulär, im Lumen des Darmkanals, wie bei den höheren Tieren, sondern intracellulär, ähnlich den Protozoen, vor sich geht.

In ausführlicher Weise wurde die amöboide Nahrungsaufnahme der Entodermzellen bei Coelenteraten von CHUN, WILLEM u. A. geschildert: „das Einverleiben der Nährpartikel in das Innere der Zellen, welche

[1]) Vgl. u. A. FRIEDENTHAL, Archiv für Physiologie 1900.

häufig mit zahlreichen Nährballen erfüllt sind, wird nach Art der Nahrungsaufnahme bei Amöben bewerkstelligt. Ein Nährballen, welcher an der Oberfläche einer Entodermzelle haften bleibt, sinkt in das Innere derselben ein, indem ihre Peripherie unregelmäßige Konturen annimmt, oder die Entodermzelle entsendet Pseudopodien, welche die Partikel umfließen.

An den Magenschläuchen von Siphonophoren (Praya) fließen bisweilen die Pseudopodien benachbarter Zellgruppen zu einem Plasmodium zusammen, in welchem die Verdauung bewerkstelligt wird."

Bisweilen sind Entodermzellen mit eigenartigen Apparaten zum Zwecke der Nahrungsaufnahme ausgestattet.

Nach CHUN und WILLEM handelt es sich um schornsteinförmig gestaltete Flimmertrichter (Entoderm der Taster bei Apolemia), welcher der freien Fläche der zugehörigen Zelle aufsitzt; die Wimpern strudeln Nährpartikel in den Trichter hinein, welche dann zu Ballen vereint, im Innern der Zelle verdaut werden.

In ungemein reicher Ausbildung treten echte phagocytäre Organe bei vielen Würmern (Nematoden) auf; es sind einzelne große, sehr reich verzweigte Zellen, welche in der Bauchhöle liegen und mit ihren sehr langen Ausläufern eine intensive Aufnahme fester Substanzpartikel vollziehen.

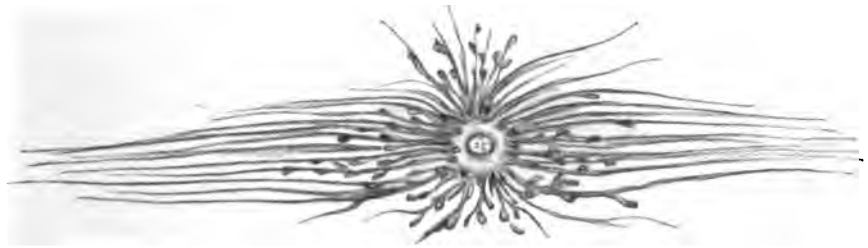


Fig. 55. Phagocytäre Zelle aus der Leibeshöhle eines Nematoden. (Nach NASSONOW '900.)

Sichere Anhaltspunkte für eine amöboid erfolgende Fremdkörperaufnahme seitens der Metazoenzelle, haben wir, abgesehen von den lange bekannten Tatsachen der Phagocytose, in den letzten Jahren durch KUPFFER's Entdeckungen an den Gefäßendothelien der Leberkapillaren erhalten. Die lange bekannten, aber bis vor kurzem in ihrer Bedeutung ganz rätselhaften sog. Sternzellen KUPFFER's, erweisen sich nun nach seinen neuen Schilderungen als eigentümliche Endothelzellen (oder genauer — Bestandteile eines Endothelsyncytiums) welchen eine ganz ausgesprochene phagocytäre Funktion zukommt. Wenn dieselben im physiologischen Zustande vorwiegend Eythrocytophagen sind — d. h. rote Blutkörperchen oder deren Fragmente verschlingen, so geht ihnen durchaus auch die Fähigkeit nicht ab, die in den Blutumlauf gelangten Fremdkörper, z. B. Tuschpartikel (vielleicht auch Bakterien) aufzunehmen.

Ueber die nähere Morphologie dieser eigentümlichen Aufnahmevorgänge fehlt uns vorläufig jede nähere Angabe.

B. Aufnahme flüssiger Stoffe.

Es wurde bereits mehrere Male hervorgehoben, daß wir vom Chemismus der eigentlichen Aufnahme der flüssigen Stoffe durch die Zellen nur sehr wenig wissen: wenn auch aus dem Endergebnis der Fütterung, der chemischen Zusammensetzung eines Organes und den Veränderungen desselben, mit Sicherheit auf die Aufnahme oder Nichtaufnahme bestimmter Stoffe geschlossen werden kann, so bleibt ja in den meisten Fällen völlig dahingestellt, welche chemische Veränderungen, Spaltungen etc. die aufzunehmenden Stoffe direkt vor ihrer Aufnahme erleiden müssen. Die täglich zunehmende Anzahl der bekannt werdenden Spaltungs- und Oxydationsfermente, welche keinem Organ zu fehlen scheinen, sprechen allerdings für eine sehr weitgehende chemische Einwirkung der Zelle auf die aufzunehmenden Stoffe. Man wird sich wohl vorläufig zu denken haben, daß die meisten Zellen durch besondere, ihnen eigene Fermente, in den umgebenden Nährsäften Veränderungen zu erzeugen vermögen, welche die ersteren für die Aufnahme durch die betreffenden Zellen geeignet machen.

Von besonderer Bedeutung erscheint selbstverständlich die Frage nach der Aufnahmsweise der Eiweißstoffe durch die Zelle. Als Untersuchungsobjekte dürften in erster Linie die Darmzellen in Betracht kommen. Die mikroskopische und mikrochemische Untersuchung derselben lieferte jedoch vorderhand keine irgendwie zuverlässige Ergebnisse. Auch von chemisch-physiologischer Seite wurde uns bis jetzt keine völlig ausreichende Antwort über die zur Resorption notwendigen Umwandlungen der Eiweißstoffe zu Teil. So viel scheint sicher zu stehen, daß sowohl peptonisierte, als auch native Eiweißstoffe aus dem Darm resorbiert werden können, resp. in die Epithelien einzudringen vermögen. Es kommen aber andererseits auch die sehr wichtigen Feststellungen von Kutscher und Conheim in Betracht, welche sich von der Aufnahmemöglichkeit der Eiweiße durch die Darmzellen in Form sehr niedrig molekulärer, ja bereits krystallinischer Spaltungsprodukte, wie Xantin, Leucin usw. überzeugt haben. Es werden namentlich letztere Tatsachen von besonderem Werte für die mikroskopische Untersuchung der Resorptionsvorgänge in den Zellen werden müssen, da wir nun speziell auf der Höhe der Resorptionsvorgänge der Eiweiße mit großen Mengen nicht gerinnbarer, folglich in unserem Präparate nur durch ihr Negativ nachweisbarer Stoffen zu rechnen haben werden.

Es dürften unter diesem Gesichtspunkte auch die interessanten Vorgänge der Eiweißverdauung und Resorption durch die Zellen der fleischfressenden Pflanzen unserem Verständnisse etwas näher gerückt sein. Letztere Objekte sind insofern besonders wertvoll, als sie uns als einziges Beispiel eines morphologischen Nachweises der Resorption verdauter Eiweiße bekannt sind.

Die feineren cytologischen Vorgänge an den sog. Drüsenzellen der Tentakel von Drosera wurden in sehr genauer Weise von L. Huie geschildert. Die Interpretation der beobachteten Tatsachen scheint uns allerdings in einigen Fällen nicht ganz zutreffend zu sein: die betreffenden Zellen funktionieren sowohl als fermentbereitende Drüsenzellen, als auch als Resorptionsorgane für das verdaute Eiweiß: es dürfte daher als berechtigt erscheinen, die Vorgänge in der ersten Periode der verdauenden Tätigkeit der Pflanze auf Ausscheidung der Sekrete, die im weiteren Verlaufe nach mehreren Stunden (20—30) oder Tagen (nach dem Aufschließen des Blattes) sich geltend machenden Prozesse, auf Resorption des Verdauten zurückzuführen.

Legt man den Drüsenzellen geronnenes Albumin vor, so machen sich bereits nach einigen Minuten Veränderungen namentlich in dem stark basophilen Cytoplasma geltend, indem dasselbe deutlich acidophil und nach einem kurz dauernden „Aggre-

gationsstadium" (CH. DARWIN) deutlich vakuolisiert wird. Hand in Hand mit der Erschöpfung des Cytoplasmas geht eine auffallende Zunahme des Kernchromatins vor sich, wobei die Chromatinbrocken sich sogar zu deutlich individualisierten Chromosomen umgestalten (Fig. 56). Beide Vorgänge erreichen gleichzeitig ihr Maximum (nach 20—30 Stunden), wonach die anscheinend vom Kern ausgehenden, in umgekehrter Weise auftretenden Restitutionserscheinungen, in etwa 7 Tagen zur Wiederkehr des ursprünglichen Verhaltens führen. Es ist nun von hohem Interesse, daß bei Fütterung mit Amphopepton direkt ein Zuwachs an Menge und Dichte des Plasmas, ohne Vakuolisierung und ohne Eosinophylie desselben, und starke Zunahme an Chromatin auftritt; das Vorsetzen von Stoffen, welche, ohne als Nahrung dienen zu können, nur in rein mechanischer oder chemischer Weise die Zellen zu Sekretion anregen (wie Paraffin, Nukleinsäure), rufen die bekannten Veränderungen im Cytoplasma (bis in das Stadium der Fig. 56 b) ohne jene Betätigung des Kernes hervor.

Da wir nun Grund zur Annahme haben, daß uns in der Fütterung mit Albumin, Amphopepton und Paraffin Fälle vorliegen, wo wir 1. Sekretorische und Resoptionstätigkeit kombiniert, 2. ausschließlich resorptive und 3. ausschließlich sekretorische Tätigkeit vor uns haben, so könnten wir, unserer Ansicht nach, mit einiger Berechtigung annehmen, daß 1. durch die Enzyme der Zelle das Albumin bis zu einem mikroskopisch nicht mehr nachweisbaren Stadium verdaut wird (da in dem Stadium b — gleichzeitig mit der Erschöpfung der sekretorischen

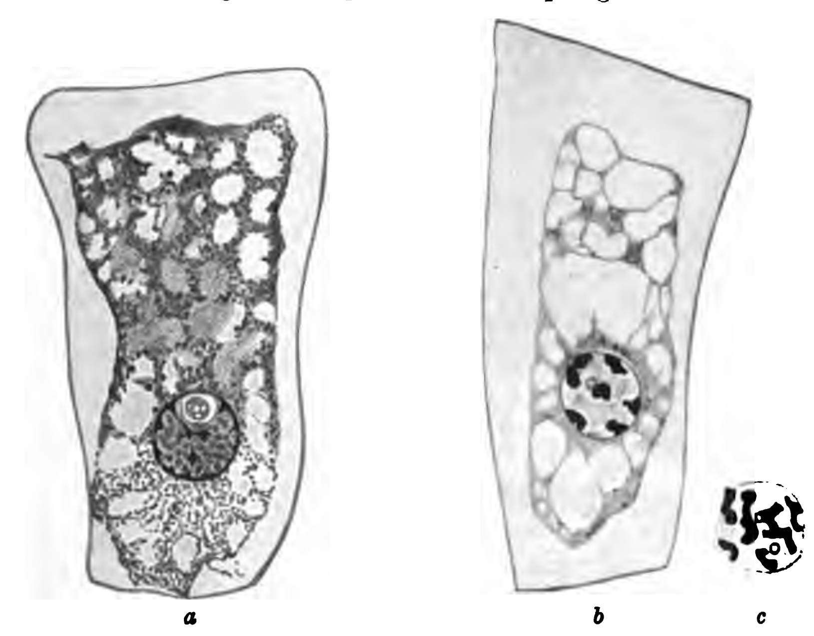


Fig. 56. Drüsenzellen aus der Tentakel von Drosera rotundifolia. *a* Zelle vor der Fütterung. Das Cytoplasma ziemlich dicht, stark basophil, Kern arm an Chromatin, mit einem großen Nukleolus und zahlreichen oxychromatischen Granulationen. *b* und *c* 20—30 Stunden nach Fütterung mit Albumin — Höhepunkt der Erschöpfung des acidophil gewordenen Cytoplasmas — Kernchromatin bedeutend zugenommen und in Chromosomen individualisiert. (Nach L. HUIE '97.)

Tätigkeit der Zelle auch eine nicht unbeträchtliche Aufnahme von Nahrung bereits stattfinden mußte); 2. die als Peptone vorgelegten Proteinstoffe keiner weiteren verdauenden Tätigkeit anheimfallen und als solche resorbiert werden können; 3. die Rekonstitution des Cytoplasmas auf Kosten der aufgenommenen Eiweiße (Assimilierung

oder Verwertung der letzteren) in erster Linie durch Vermittlung des Kernchromatins geschieht. Letzterer Nachweis ist von ganz besonderer Wichtigkeit als der einzige, bis jetzt geführte, von einer Betätigung des Kernes, resp. des Chromatins, bei der Assimilierung der Nahrung, was auch im besten Einklange mit der „plastischen" Tätigkeit des Kernes steht (vgl. nächstes Kapitel).

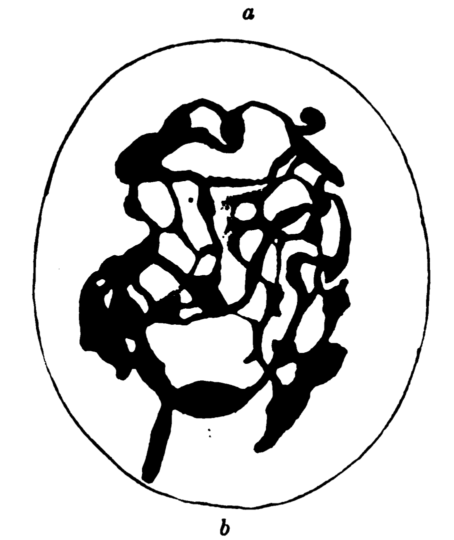


Fig. 57. Apparato endozellolare in einer Spinalganglienzelle. *a* (nach GOLGI '98), *b* (nach RETZIUS) mit Ausführungsgang.

Recht mangelhaft ist auch vorläufig unsere Kenntnis der speziellen, die Aufnahme der gelösten Stoffe befördernden Organe der Metazoenzellen. Wenn man einerseits das bedeutende Wahlvermögen der einzelnen Zellen, andererseits ihr noch merkwürdigeres Aufspeicherungsvermögen für bestimmte Stoffe berücksichtigt, so wird wohl die Annahme spezieller Vorrichtungen und, höchst wahrscheinlich, an bestimmte Lokalitäten innerhalb der Zellen beschränkter Organe für diese Funktionen, zu einem wirklichen Postulate. Es kommen hier in erster Linie möglichst ausgiebige zuführende Saftwege in Betracht. In den Zellen, welche sich durch ihren besonders regen Stoffwechsel auszeichnen, wird wohl das für alle Organe geltende „Umspülen" mit Blut und Lymphe nicht ausreichen können; es häufen sich mit jedem Tage neue Tatsachen, welche für derartige Zellen viel intimere Beziehungen zu den umgebenden Saftwegen, als sie bis jetzt angenommen wurden, aufweisen.

Die meisten diesbezüglichen Beobachtungen wurden an den Spinal- und Centralganglienzellen gemacht, bei welchen ja ein ungemein reger Stoffwechsel anzunehmen ist.

Als erster trat im Jahre 1881 ADAMKIEWICZ mit der Behauptung auf, es wäre ihm durch Injektionen von Farbstoffen in die Blutbahn

gelungen, das Hineindringen derselben in die Ganglienzellen, sowie eine richtige Gefäßversorgung der letzteren nachzuweisen. Die Angaben von ADAMKIEWICZ wurden mit allgemeinem Mißtrauen aufgenommen, eine Nachprüfung scheint nicht vorgenommen worden oder nicht gelungen zu sein, obwohl im J. 1887 FRITSCH Blutkapillaren innerhalb der großen Ganglienzellen des Lophius beschrieb (s. u.). Es war daher eine

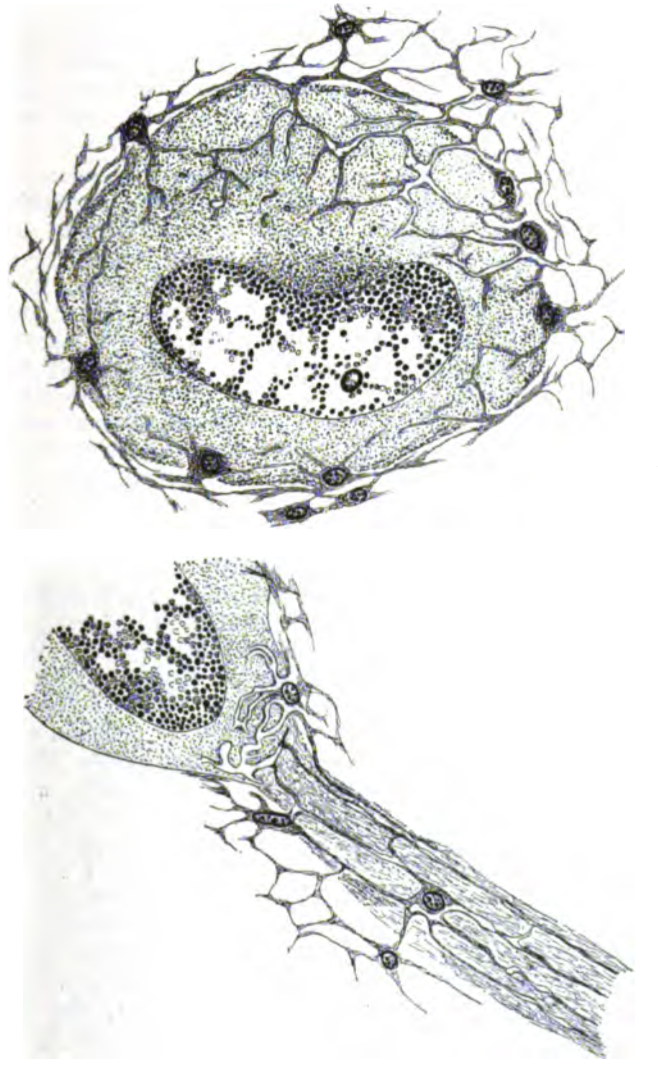


Fig. 58. Ganglienzellen von Helix pomatia mit intracellulären Kanälen des „Trophospongiums" (vgl. S. 120). (Nach E. HOLMGREN '900.)

neue wichtige Entdeckung, als in den Jahren 1898—1900 eine Reihe von Forschern, wie GOLGI, HOLMGREN, NELIS, STUDNICKA u. A. mit Angaben über ein endocelluläres Netz- oder Kanälchensystem hervortraten. GOLGI und sein Schüler VERATI lieferten sehr überzeugende Bilder

eines reichen, bald mehr, bald weniger regelmäßigen Netzapparates innerhalb der meisten centralen und symphatischen Ganglienzellen. Dieser „Apparato reticolare interno“ (GOLGI) verläuft um den Kern herum, vorwiegend im Endoplasma der Zelle, läßt das Ektoplasma stets frei und scheint in seinen äußeren Konfigurationen den äußeren Zellkonturen ziemlich zu entsprechen, dringt somit auch in die Protoplasmafortsätze der Ganglienzellen ein. Die Darstellung des Kanälchennetzes mittels einer Modifikation seiner Chromsilbermethode, ebensowohl wie die spätere Darstellung von KOPSCH mit Osmiumsäure, läßt kein entscheidendes Urteil darüber abgeben, ob man es mit einem wirklichen Kanälchensystem oder mit einem körperlichen Netze zu tun hat. GOLGI selbst läßt somit die Frage unentschieden und enthält sich jeder Meinungsäußerung.

Eine Reihe anderer Forscher gingen dagegen weiter sowohl in ihren Ergebnissen als auch namentlich in ihren Schlußfolgerungen und hypothetischen Annahmen. Es ist HOLMGREN und unabhängig von ihm auch STUDNICKA gelungen, an feinen Schnitten durch verschiedene Ganglienzellen ein feines Kanälchensystem zu entdecken, welches einen etwas näheren Aufschluß über seine Natur zu gewähren scheint, als es mit den Golginetzen der Fall ist; die Kanälchen, oder ihre Bruchstücke, heben sich von den sehr intensiv gefärbten übrigen Bestandteilen der Ganglienzellen durch ihre völlige Farblosigkeit und Durchsichtigkeit ab, was gewiß zum Schlusse berechtigt, daß es sich um wirkliche Lücken oder Spalten im Gewebe handelt. Die Schlußfolgerung gewinnt noch dadurch an Bedeutung, daß es den genannten Forschern und auch einigen anderen (BETHE, SMIRNOW, LUGARO) gelang, in sehr vielen Fällen die Mündung dieser Kanäle nach außen und ihren weiteren, extracellulären Verlauf zu verfolgen.

Ueber die nähere Natur, Beschaffenheit und physiologische Bedeutung der eigentümlichen Gebilde herrschen die allergrößten Meinungsverschiedenheiten. Es gilt nun zunächst festzustellen, ob die Befunde von GOLGI und seiner Schüler einerseits, und von HOLMGREN, STUDNICKA u. A. andererseits, sich auf ein und dasselbe Gebilde beziehen. GOLGI selbst verhielt sich mehr negativ, HOLMGREN beantwortet die Frage im positiven Sinne. Maßgebend für die erste Meinung ist nach GOLGI, das Fehlen eines nachweisbaren Zusammenhanges seiner Netze mit der Außenwelt, was allerdings von HOLMGREN in Abrede gestellt wird. Angesichts der Regelmäßigkeit der wunderbaren Bilder von GOLGI muß wohl zugegeben werden, daß eine event. Mündung seiner Apparate nach außen wohl höchstens zu Ausnahmen gehören konnte; es muß aber auch andererseits erwogen werden, wie GOLGI selbst es getan, daß die Silbermethoden in der Regel zu etwas unsicheren Resultaten führen, d. h. aus uns unbekannten Gründen, manche Abschnitte eines Ganzen gut zur Darstellung bringen, andere wieder farblos lassen. Es ist daher gar nicht auszuschließen, daß Ausführungsgänge auch bei Golginetzen existieren können, wie es von HOLMGREN behauptet wird (vgl. Fig. 57b nach RETZIUS). GOLGI läßt jedoch mit Recht sogar die Frage selbst in suspenso, ob es sich um wirkliche Kanäle, oder vielmehr um solide Einlagerungen handelt, wie auch NELIS, welcher mit anderen Methoden arbeitete, das eigentümliche Netz für einen Bändchenknäuel erklärt.

Aehnliche Netze, wie sie GOLGI in den Ganglienzellen darstellen konnte, wurden von seinen Schülern VERATI, NEGRI, PENSA in

Drüsenzellen (Pankreas), auch Knorpelzellen entdeckt. Auch in diesen Fällen scheinen nach ihren Befunden geschlossene Netze vorzuliegen, welche stets excentrisch zwischen Kern und sezernierender Oberfläche sich befinden. Der Charakter und gar die physiologische Bedeutung dieser Gebilde wird nun völlig rätselhaft und verdunkelt, wenn wir erfahren, daß BALLOWITZ durch ganz andere Methoden ähnliche Korbnetze im Epithel der Membrana Descemeti darstellen konnte und mit dem Namen „Centroformium" belegte (Fig. 59). Die Centroformien scheinen nach letztgenanntem Autor gar in engster Beziehung zur Zellsphäre zu stehen oder einen Teil derselben auszumachen. Die große Aehnlichkeit seiner Bilder mit den Befunden von NEGRI, PENSA und zum Teil von GOLGI läßt sich nicht verkennen und mahnt uns zur größten Vorsicht in der Beurteilung dieser rätselhaften Gebilde.

Wenn wir somit sogar im Zweifel bleiben, ob wir die Golginetze und die Centroformien für wirkliche Kanäle resp. für ein Drainsystem innerhalb der Zellen, kurz für ein im Dienste des Stoffwechsels stehendes Zellorgan zu betrachten haben, so scheinen die Befunde von HOLMGREN, STUDNICKA, BETHE, SMIRNOW u. m. A. uns zu etwas weitgehenderen Schlüssen zu berechtigen, obwohl auch in diesen Fällen die Sachlage durch die neuesten Feststellungen von HOLMGREN eher verdunkelt, als aufgeklärt wurde.

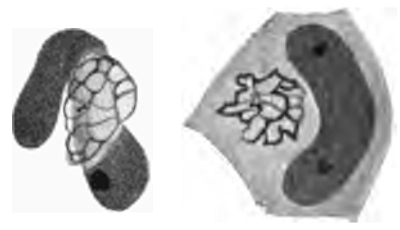


Fig. 59. Centroformien und Centralkörper in den Zellen der Membrana Descemeti; links der Zelleib weggelassen. (Nach BALLOWITZ '900.)

Nach den ersten, ziemlich übereinstimmenden Angaben von HOLMGREN, STUDNICKA handelt es sich um ein System von intracellulären, höchst wahrscheinlich wandlosen Kanälchen, welche frei nach außen münden sollten; ob dieselben aus angereihten Vakuolen entstehen, wie es STUDNICKA angibt, ob es sich um zylindrische Röhrchen nach HOLMGREN handelt, es schien in allen Fällen höchst wahrscheinlich, daß wir es mit einer „Drainage" der Zellen zu tun haben, welche sowohl zur Zufuhr von Nährsäften, wie zur Abfuhr von Stoffwechselprodukten aus der Zelle dienen könnte. Der ursprüngliche Name der „Saftkanälchen" schien somit den tatsächlichen Verhältnissen am besten zu entsprechen.

Es wäre in diesem Sinne von großer Bedeutung die Feststellung von HOLMGREN u. A., nach welcher das Kanälchensystem in gewisse Beziehungen zu der Tygroidsubstanz von NISSL zu bringen sei: bei künstlicher Ueberreizung der Ganglienzellen, welche mit teilweiser Auflösung der Nißlschollen einhergeht, sollen die Kanälchen an Volumen und Zahl zunehmen, somit die eingeschmolzene Substanz wegschaffen, eventuell zum Teil sich auf Kosten der letzteren vergrößern können.

Ob die Kanälchen wirkliche Wandungen besitzen, blieb eine Zeitlang unentschieden; eine, sogar recht distinkte lineäre Begrenzung derselben gegen das Cytoplasma, könnte ja auch als lokale Differenzierung einer Partie des letzteren aufgefaßt werden.

Die Deutung der HOLMGREN'schen Kanälchen als Saftlücken, welcher sich außer ihren Entdeckern auch mehrere andere Forscher,

Kölliker, Smirnow, Bethe, angeschlossen hatten, wurde aber durch weitere Entdeckungen Holmgren's sehr in Frage gestellt.

Holmgren negiert nun auf das entschiedenste auf Grund seiner neueren Untersuchungen jede Mündung seiner Kanäle in irgendwelche pericelluläre Safträume, hält sie somit für, von der Lymphcirkulation völlig abgeschlossene Gebilde; es sollen vielmehr spaltförmige Aushöhlungen innerhalb spezieller, eigentümlicher Zellen sein und als solche selbstverständlich stets von Saftlücken abgeschlossen bleiben

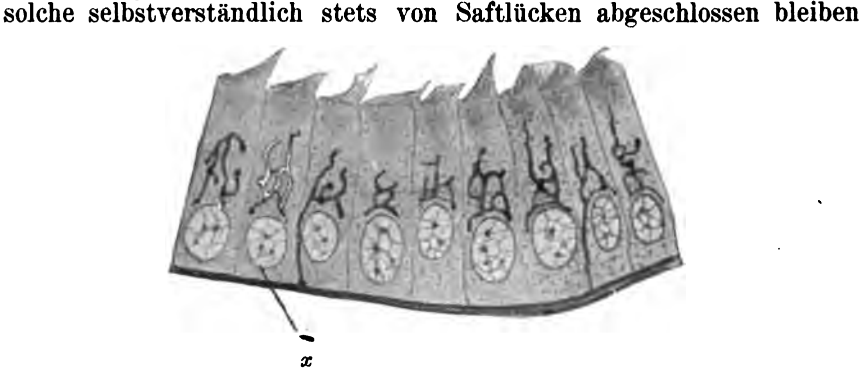


Fig. 60. Trophospongium im Epithel des Nebenhodens; in den meisten Zellen als solide Stränge, in x mit deutlicher kanalartiger Aushöhlung. (Nach E. Holmgren '902.)

müssen. Diese Zellen, welche mit Rücksicht auf ihre präsumptive Funktion von Holmgren den Namen „Trophospongium“ erhielten, dringen nun mit ihren zahlreichen, reich verzweigten Fortsätzen in diejenigen Zellen hinein, welchen man bis jetzt die Saftkanälchen zuteilte. Durch die Einschmelzung der axialen Partien der Trophospongialnetze entstehen nun die bekannten Bilder, welche allerdings von nun an in einem etwas anderen Lichte erscheinen. Die Trophospongialzellen will Holmgren in Beziehung zu den verschiedensten Zellen gesehen haben; ihre Fortsätze wurden in spinalen und centralen Ganglienzellen, Nebennieren, Leber-, Nebenhoden-, Darmepithelien gefunden und abgebildet (Fig. 58 u. 60). Je nach dem physiologischen Stadium der betreffenden „Wirtzellen“, oder sonstigen Umständen, erscheint das Trophospongialnetz in seiner Totalität oder zum größten Teile solid, oder in seiner Achsenpartie verflüssigt; bald findet sich somit ein Kanälchensystem, bald ein netzartiges Strangsystem innerhalb der Wirtzellen vor.

Wenn man den schönen Befunden Holmgren's, was ihre tatsächliche Seite betrifft, vollen Glauben und Beachtung schenken muß, so erscheint seine schnelle Verallgemeinerung voreilig und seine Deutung der Bedeutung und Natur seines Trophospongiums sehr gewagt. Was zunächst das Wiederfinden des Trophospongiums innerhalb der allerverschiedensten Zellarten betrifft, so scheint der Wunsch nach Verallgemeinerung, zur Quelle von manchen Irrtümern geworden zu sein.[1])

---

[1]) So hat sich z. B. die Angabe über das Vorkommen des Trophospongiums in den centralen Ganglienzellen nach der Untersuchung von Pewsner als zweifelhaft herausgestellt; es gelang nämlich dem letztgenannten Autor, die intracellulären Saftkanälchen der Vorderhornzellen extracellulär auf weite Strecken zu verfolgen, ja sogar sich in einen periaxillären (einen Achsenzylinder umgebenden) Lymphraum ergießen sehen. Durch diese Befunde kann die Hinzugehörigkeit der Saftkanälchen der centralen Nervenzellen zu einem geschlossenen Trophospongium als widerlegt betrachtet werden.

Sehr wenig überzeugend sind HOLMGREN's Angaben und Abbildungen in Bezug auf viele Epithelarten, wie Leber, Nebenniere, sehr beweisend dagegen die Bilder von Ganglienzellen Wirbelloser (Fig. 58), vom Epithel des Nebenhodens (Fig. 60), usw. Wenn somit das tatsächliche Material von HOLMGREN nicht als streng kritisch gesichtet erscheint, so ist es in noch höherem Maße seine physiologische Beurteilung seines „Trophospongiums". HOLMGREN zögert nicht, die in Betracht kommenden Zellverknüpfungen in dem Sinne zu deuten, daß die vom Trophospongium durchzogenen Zellen Gebilde höherer Ordnung darstellen, welche infolge hoch differenzierter funktioneller Verrichtungen und Strukturen, die Fähigkeit zur Selbsternährung verloren hätten. Die auf einer primitiven Stufe stehenden nicht differenzierten Zellen des Trophospongiums, wären nun die eigentlichen Nährzellen der vorhin erwähnten Einheiten erster Ordnung.

Diese Deutung entbehrt nun einer genügenden tatsächlichen Begründung, obwohl sie nicht unmöglich erscheint; als erstes muß erwogen werden, daß man den Zellen „höherer Ordnung" auch bei Annahme eines Trophospongiums die Fähigkeit der Resorption und Assimilation und Verarbeitung der aufgenommenen

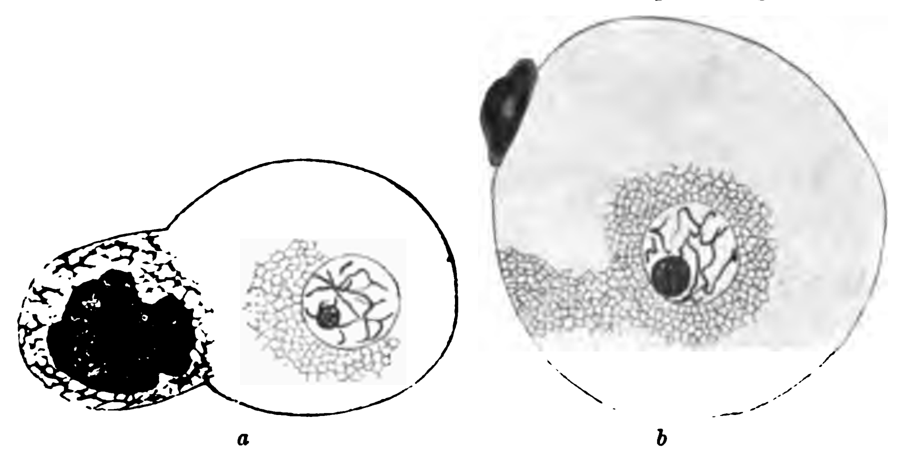


Fig. 61. Ei und Nährzelle des Anneliden Ophryotrocha. *a* jüngeres, *b* älteres Stadium. (Nach KORSCHELT '93.)

Nährstoffe nicht absprechen kann, was ja schließlich das Hauptmoment und die Hauptleistung beim aufsteigenden Stoffwechsel ist. Die Trophospongien müßten sich vielmehr darauf beschränken, die Nahrung zuzuleiten, dieselbe eventuell in eine leicht resorbierbare Form umzuwandeln; dieser Leistung können sie aber nur sehr mangelhaft gewachsen sein, da ja nur im besten Falle, bei sehr schneller Einschmelzung eines Teiles ihres Leibes, die daraus entstandene Nährsubstanz als einigermaßen reich der Wirtzelle zufließen könnte, bei der, nach HOLMGREN's Angaben, recht häufigen soliden Beschaffenheit des Trophospongiums, diese Quelle stocken müßte. Bei der von HOLMGREN angenommenen Deutung des Trophospongiums, fällt natürlich auch die Bedeutung der Saftkanälchen als ableitender Saftwege weg, da ja dieselben nicht mehr mit dem umgebenden Säftestrom in Verbindung treten können.[1])

Es muß somit zugegeben werden, daß auch vorausgesetzt, daß die tatsächlichen Angaben von HOLMGREN sich in ihrem ganzen Umfange bestätigten und die Saftkanälchen sich in allen Fällen nur als Einschmelzungen von Pseudopodien eines

[1]) In einem Autoreferat gibt HOLMGREN in sehr prägnanter Weise seine Ansichten über das Trophospongium wieder. Die „Saftkanälchen" sind eigentlich kein Drainagesystem, keine cirkulatorische Einrichtung der Nervenzellen, sondern eher der morphologische Ausdruck gewisser Phasen der stofflichen Einwirkungen der Nervenzellen und der zugehörenden intrakapsulären Zellen aufeinander. Den „Trophospongien" wird von HOLMGREN eine pseudopodienartige Mobilität zuerkannt, deren Intensität von den momentanen binnenzelligen chemischen Prozessen abhängen soll. „Man könnte auf die „Saftkanälchen" zeigen und sagen: hier finden die oder die vitalen, fermentativen Prozesse statt, aus denen als Produkte körnige oder flüssige Zelleneinschlüsse entstehen."

Zellennetzes erweisen sollten, die physiologische Seite der Frage nichts weniger als eine Klärung, vielmehr eine bedeutende Verwicklung dadurch erfahren müßte: so einfach und einleuchtend uns ein Drainsystem von Lymphspalten erscheinen könnte, so eigentümlich und unverständlich der Sinn eines Trophospongiums im HOLMGREN'scher Deutung.

Die HOLMGREN'sche Trophospongiumtheorie führt uns auf eine eigentümliche, freilich einzig dastehende Ernährungsweise der wachsenden Eizellen auf Kosten des umgebenden Follikelepithels oder spe-

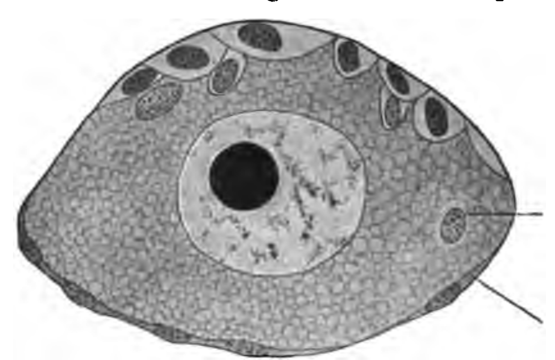


Fig. 62. Junge Eizelle von Unio. phafocytäre Vernichtung der Follicielarzellen. (Nach OBST '99 aus KOESCHELT und HEIDER '903.)

zieller sog. Nährzellen. Wie von zahlreichen Forschern an verschiedenen Objekten, u. A. von DOFLEIN an Tubulariaeiern, von OBST in ähnlicher Weise an Eiern der Helix nachgewiesen wurde, werden die Follikelzellen durch die wachsende Eizelle aufgenommen und schließlich von derselben absorbiert. Durch die schönen Untersuchungen von KORSCHELT sind uns außerdem von mehreren Anneliden spezielle sog. Nährzellen bekannt. Beim Annelid Ophryotrocha ist z. B. die Nährzelle im Beginn viel größer als die Eizelle und außerordentlich reich an Chromatin. Die Eizelle nimmt schnell, sichtlich auf Kosten der

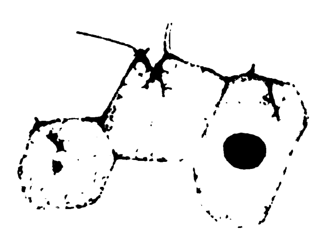


Fig. 63. Zellen aus der Nebennierenrinde der Ratte. Mit Tusche gefüllte intracelluläre Kapillaren. (Nach FELICINE '903, vgl. S. 126.)

allmählich schwindenden Nährzelle zu (Fig. 61). Aehnliche Verhältnisse treten uns auch bei vielen Arthropoden entgegen (Fig. 65). Die Beziehungen der Eizellen zu ihren Nährzellen können recht eigentümlicher Art werden, in den Fällen, wo beide Zellarten voneinander räumlich getrennt sind und durch eine dünne, den Zufluß der Nahrung vermittelnde Plasmabrücke miteinander in Verbindung treten (Fig. 64). Nach WEELER's Beobachtungen besitzt das Ei des Myzostoma sogar zwei polar gelagerte Zellen, welche durch ihren Charakter, nach ihrer Verschmelzung mit der Eizelle den animalen, resp. den vege-

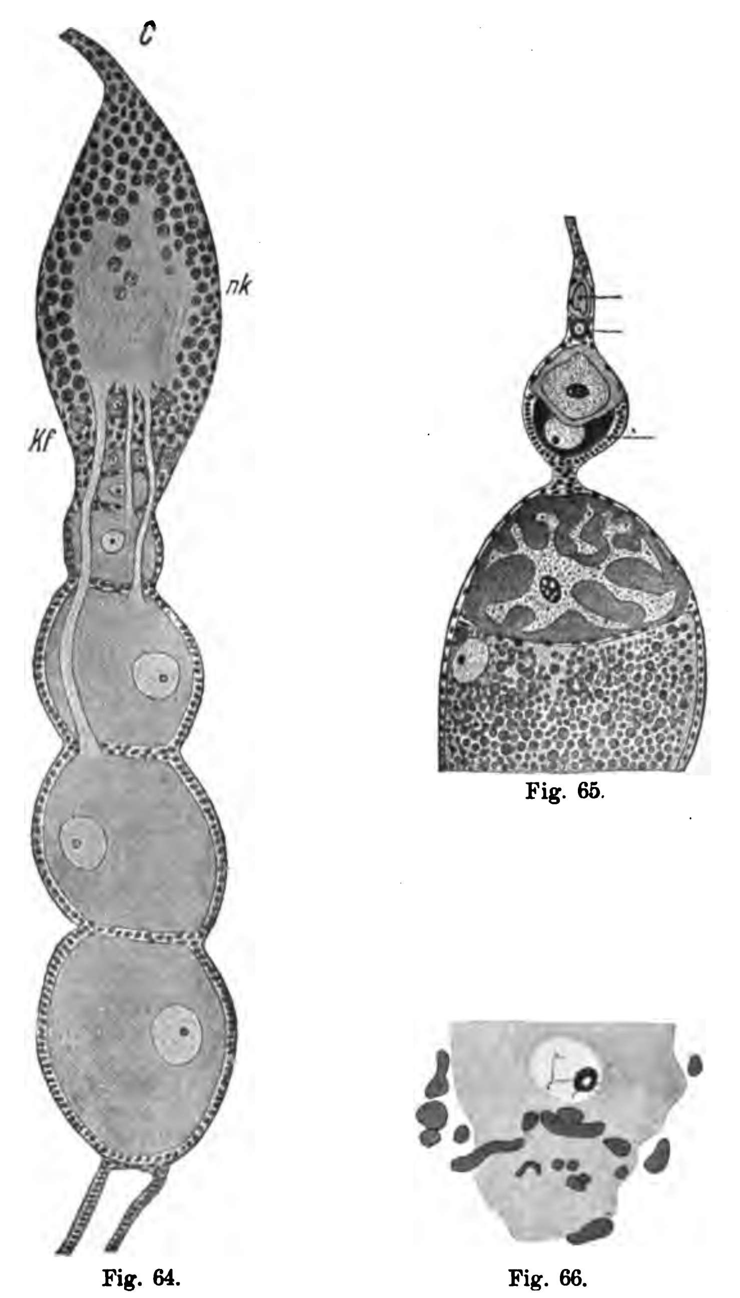


Fig. 64. Fig. 65. Fig. 66.

Fig. 64. Schematische Darstellung des Verhältnisses der Eizellen zu Nährkammern (plasmatische Verbindungsbrücken beider) bei einigen Lepidopteren. (Nach KORSCHELT und HEIDER '903.)

Fig. 65. Oberes Ende des Ovariums von Forficula. Eizellen mit Nährzellen abwechselnd. Die untere Nährzelle mit riesigem, gelappten Kern. (Nach KORSCHELT '89.)

Fig. 66. Blutkapillaren in einer Riesenganglienzelle von Lophius. (Nach STUDNICKA '903, vgl. S. 126.)

tativen Pol desselben bestimmen. Wenn es sich in den oben angeführten Beispielen vorwiegend um reichliche Aufnahme und Vernichtung von umgebenden Zellen durch die Eizelle handelt, so sind auch einige Beispiele von wirklicher lange dauernder Ernährung der Eizelle durch Follikularzellen ohne merklichen Aufbrauch der letzteren bekannt.

Es handelt sich somit in letzteren Fällen nicht um direkten Verbrauch der Substanz der Nährzellen durch die wachsende Eizelle, sondern um echte ernährende Organe der Eizelle, welche für dieselbe Nahrung aufnehmen, und assimilieren (vgl. u. S. 137 ff.).

Ein interessantes Beispiel aus dem Pflanzenreiche wird von Ikeno geliefert, welcher bei Cycas revoluta die Eizelle mit den umgebenden Parenchymzellen durch breite plasmatische, zum direkten Plasmazufluß aus den letzteren in die erstere dienende Brücken verbunden sah (Fig. 74). Die Beobachtungen von Paladino, Retzius, Flemming eröffnen uns schließlich ein analoges Verhalten in den Ovarialeiern der Säuger (vgl. das nähere im vierten Kap.).

Diese zahlreichen, freilich nur auf Eizellen zu beziehenden Tatsachen, bieten uns immerhin einige für die Beurteilung der Holmgren'schen Hypothese nicht ungünstigen Gesichtspunkte. Die Funktion des Trophospongiums stände jedenfalls nicht ganz vereinzelt da, obwohl eine physiologische Wahrscheinlichkeit viel weniger zu Gunsten einer solchen, als gegen dieselbe spricht.

Wenn schon das Vorhandensein eines echten cirkulatorischen Saftlückensystems innerhalb der Zellen, von schwerwiegender Seite in Abrede gestellt wird, so gilt es noch mehr im Bezug auf die Angaben über das Eindringen echter Blutkapillaren in die Zellen. Es wurde bereits hervorgehoben, daß die alten Angaben von Adamkiewicz in Bezug auf Spinalganglienzellen mit einem allgemeinen Mißtrauen aufgenommen wurden und vielleicht zum größten Teile auf Artefakten beruhen. Das Vorkommen echter Blutkapillaren innerhalb mancher Ganglienzellen der Fische, kann jedoch nach den Untersuchungen von Fritsch (1887) und neuerdings von Studnicka (1903 Fig. 66) keinem Zweifel mehr unterworfen werden, obwohl auch Letzerer das mehr accidentielle Vorkommen solcher Bilder betont.

Für eine direkte Gefäßversorgung der Leberzellen traten in neuerer Zeit Schäfer und Browicz (letzterer auf Grund der Präparate des ersteren) auf. Die Angaben der letzteren wurden von der Kritik (Oppel, Holmgren) mit übermäßiger Schärfe aufgenommen.[1])

---

[1]) Wenn man die schönen Bilder von Schäffer und Browicz kurzweg für Artefakte erklärt, so läßt man sich hauptsächlich durch die gleichzeitige Anwesenheit von Extravasaten und von Farbstoff in den Zellinterstitien leiten (Holmgren). Nun scheint aber die wichtige Entdeckung von Kupffer ziemlich unberücksichtigt geblieben zu sein, nach welcher die Gefäßwände der Leberkapillaren keine geschlossene Endothelrohre besitzen, sondern nur aus ganz lockeren, in weiten Abständen miteinander zusammenhängenden Zellen bestehen. Es ist somit zu erwarten, daß die Injektionsmassen ohne künstliche Risse in die Zellinterstitien und von da auch in die Zellen gelangen können.

Von Bedeutung sind nun endlich die Befunde von Lydia Felicine an der Rinde der Nebenniere: bei Einführung von fein zerriebener Tusche in den arteriellen Kreislauf des lebenden Tieres (ohne Drucksteigerung) kann man Tuschepartikel auch in feinsten, wenn auch meistens kurzen intracellulären Kanälchen wahrnehmen (Fig. 63). Die Möglichkeit des Eindringens der Tusche beruht auf derselben Struktureigentümlichkeit der Gefäßwand, wie sie nach Kupffer der Leber zukommt. Die Möglichkeit einer wirklichen Vaskularisation einer Drüsenzelle scheint demnach eine bewiesene Tatsache zu sein.

Der Gaswechsel der tierischen und pflanzlichen Zelle, welcher ja in seiner kardinalen biologischen Bedeutung im gesamten Stoffwechsel obenan steht, zeichnet sich von den bereits geschilderten stofflichen Vorgängen durch seine relative Einfachheit aus. Handelt es sich ja in der Tat nur um Aufnahme des O durch die tierische, der CO_2 durch die pflanzliche Zelle.

Wenn wir von den, den höheren Metazoen eigenen Sauerstoffüberträgern oder Erythrocyten absehen, so entziehen sich, was ja übrigens auch zu erwarten war, die Vorgänge der O-Aufnahme durch die Zelle jedes morphologischen oder chemischen Nachweises. Wir können in der Tat, das O-arme Protoplasma vom O-reichen nicht unterscheiden, ebensowenig, wie auch spezielle Aufnahmeorgane für Sauerstoff an den Zellen erkennen. Ueber die Lokalisation der oxydativen Prozesse der Zelle besitzen wir dagegen wenige, aber sehr wertvolle Tatsachen, welche im Zusammenhang mit der inneren stofflichen Tätigkeit der Zelle besprochen werden sollen (vgl. nächstes Kapitel).

Für die kleineren Zellen scheint die freie Oberfläche für den nötigen Gasaustausch ausreichend zu sein. Spezielle zuleitende intracelluläre Luftröhren (Tracheen) finden wir dagegen in reichster Ausbildung bei verschiedenen Arthropoden, wo sie von LEYDIG, KUPFFER, SCHULZE, R. Y CAJAL, HOLMGREN, PANTEL, neuerdings von PRÉNANT, in ausführlicher Weise geschildert wurden. Ueber die Endigungsweise der feinsten intracellulären Röhrchen konnte auch letzterer Autor, trotz eingehenden Studiums, zu keinen sicheren Ergebnissen gelangen; ob die Endverzweigungen kontinuierlich in dicke Plasmatrabekel auslaufen oder wirklich scharf endigen, mußte unentschieden bleiben (Fig. 67).



Fig. 67. Endzelle des Trachealorganes von Gastrophylus equi mit intracellulären Trachealverzweigungen. (Nach PRÉNANT '901.)

Als spezielle zum Gaswechsel der Zelle bestimmte Organe müssen schließlich die Chloroplasten der pflanzlichen Zellen mit ihrem Chlorophyll hinzugezählt werden; da jedoch nur die Vorgänge der Synthese der Stärke aus der aufgenommenen CO_2 und nicht die Aufnahme selbst der letzteren, nachweisbare Spuren hinterläßt, so gehört die Besprechung der diesbezüglichen Tatsachen in die nächsten Kapitel.

Kapitel IV.

Umsätze in der Zelle und Verarbeitung der aufgenommenen Stoffe.

A. Speicherung der aufgenommenen Nahrung und der Reservestoffe in der Zelle.

Die zweite Phasis des Stoffwechsels der Zelle, die Verarbeitung und Verwertung der aufgenommenen Nährstoffe, bringt für die Erforschung eine ganze Reihe unüberwindlicher Schwierigkeiten, von denen die hauptsächlichste, — eine scharfe Sonderung der, für die Zelle selbst, als solche, nötigen stofflichen Prozesse von den, im strengen Sinne erst sekundären, als Folge der Symbiose hinzugetreten und zur Alleinherrschaft gelangten chemischen Umsetzungen, welche schließlich zur Sekret- und Exkretbereitung führen, ist.

Mehr denn je müssen wir eine Aufklärung über den egoistischen Stoffwechsel der Zelle von der Erforschung der Protozoen erwarten: es ist, in der Tat, kaum eine einzige Metazoenzelle ausfindig zu machen, welche nicht, im Dienste des Ganzen stehend, mit stofflichen Prozessen betraut wäre, welche für ihr eigenes Dasein unnötig, ja, streng genommen, schädlich sind, insofern, als sie dadurch ihre Leistungsfähigkeit in unabhängigem losgelösten Zustande mehr und mehr einbüßt. Es muß ja tatsächlich ein durchgreifender Unterschied in der ganzen Beschaffenheit und dem Charakter der verschiedenen Zellen liegen, wenn die eine Art, wie z. B. die Flimmerepithelien, von ihrem Verbande losgelöst, noch stundenlang unter dem Mikroskop schlagen, somit für ihren eigenen Haushalt noch sorgen können, und einer Zelle des centralen Nervensystems, deren Leben in einigen Augenblicken beim Abschneiden der Blut- oder O-Zufuhr für immer erlischt. Man kann wohl ganz im allgemeinen sagen, daß, je komplizierter und spezialisierter die im Dienste der Allgemeinheit stehenden stofflichen Vorgänge der Zellen sind, desto mehr die Fähigkeit für ihren eigenen Lebensunterhalt zu sorgen, herabgedrückt und auf ein Minimum reduziert wird. Es dürfte wohl am Metazoenleib eine, in diesem Sinne absteigende Reihe konstruierbar sein, an deren Spitze wahrscheinlich die Nervenzellen, dann die verschiedenen Drüsenzellen, schließlich die mit mechanischen Funktionen betrauten, motorischen Elemente und Deck- oder Schutzzellen stünden.

Ueber das weitere Schicksal der auf dem Wege der Diffusion in die Zelle gelangten flüssigen Nährstoffe sind wir bis jetzt nur sehr wenig unterrichtet. Wenn wir die einzige Klasse der Protisten in Betracht ziehen, deren Nahrung im flüssigen Zustande in ihren Leib gelangt, so sind es ja fast ausschließlich Bakterien und sonstige niedere Pilze, von denen man, in Anbetracht ihrer Kleinheit, keinen weiteren Aufschluß über die Morphologie und den Chemismus der assimilatorischen Vorgänge innerhalb des Zelleibes erwarten kann. Wenn man sogar auf dem Wege der chemischen Analyse, die fertigen Ergebnisse der Assimilierung der Nahrung, welche sich am stofflichen Bestande der gewachsenen und vermehrten Zellindividuen abspiegeln muß, ermitteln könnte, so wird man über die Zwischenstufen und die Wege der Assimilierung wohl lange im Unklaren bleiben.

Es ist höchst eigentümlich, daß das wichtige Problem der intracellulären Verwertung, Assimilierung und Aufbau der aufgenommenen flüssigen Nahrung seitens der Metazoenzelle, die ja im Gegensatz zur Pflanzlichen vorwiegend darauf angewiesen ist, bis jetzt weder eine mikrochemische noch eine morphologische Bearbeitung gefunden hat.

Es müßte nun vor allem untersucht werden, in welcher Weise die aufgenommene Nahrung in der Zelle verteilt, eventuell von derselben gespeichert wird. Handelt es sich um feste Partikel, wie z. B. bei Amöben und Infusorien, so lassen sich ja alle Stadien der Verdauung des Inhaltes der sog. Nahrungsvakuolen verfolgen, obwohl wir auch in diesen Fällen ein z. T. negatives Bild erhalten, indem die Nahrungsvakuolen allmählich zu Behältern von ungelösten Stoffen, zu Kotvakuolen werden, die Verteilung des intracellulär Verdauten sich dagegen unserer Wahrnehmung entzieht. Völlig dunkel bleibt uns dagegen in den meisten Fällen die Verteilung und Verwertung der bereits im flüssigen Zustande aufgenommenen Nahrung, namentlich in den Metazoenzellen. Die Ausnahmen, wie die Speicherung von Fett, Glykogen und anderer Stoffe durch tierische Zellen, zum Teil auch der Stärkekörper durch pflanzliche, beziehen sich eigentlich nicht auf unser Problem, da es sich in diesen Fällen nicht um eine, für den individuellen Stoffwechsel der Zelle notwendige Ansammlung der Nährstoffe handelt und solche zur Verwertung erst verdaut und chemisch umgewandelt werden müssen. Es interessiert uns vor allem die Frage, ob der bereits verdaute Nährstoff, z. B. das löslich gewordene Eiweiß, gleichmäßig und überall in der lebenden Zellsubstanz und zwischen den einzelnen kleinsten Teilchen derselben verteilt wird, oder ob eine räumliche Sonderung der lebenden Substanz von der zum Verbrauch bestimmten Nahrung auch hier bestehen muß. Wenn wir an das letzte Ziel der Stoffaufnahme denken, so sind es je zwei diametral verschiedene Prozesse die hier in Betracht kommen. Die lebende Substanz besitzt einmal die Fähigkeit, die vorliegenden hochmolekulären Nährstoffe zu spalten und die frei werdende Energie in die nun völlig rätselhaften mit dem Leben verknüpften, vielleicht verschiedenartigen Energieformen umzuwandeln. Es ist natürlich sehr wohl denkbar, daß diese Zersetzung bestimmten Bezirken der Zellen oder Zellorganen, wie z. B. dem Kern usw. zufällt, die hier frei werdende Energie sich dann auf alle lebenden Bestandteile fortpflanzt; es wäre somit die Anwesenheit der zersetzlichen Nährstoffe

nur innerhalb oder in der Nähe der betreffenden Organe anzunehmen. Es wäre z. B. denkbar, daß die bei der Kontraktion einer Fibrille verbrauchte Energie nicht durch Spaltungsprozesse in der Substanz selbst der Fibrille entsteht, sondern daß die Kraftquelle z. B. im Sarkoplasma etc. liegt, wie ja z. B. die Bewegungsenergie für die einzelnen Maschienenteile im Heizkessel der Dampfmaschinen gebildet und fortgeleitet wird.

Die zweite, assimilatorische Leistung des Lebenden besteht im Wiederaufbau und Wachstum der einzelnen Teile desselben, d. h. in der Verwandlung der toten Nährstoffe in wirkliche Bestandteile des Lebenden. Dieser Aufbau könnte im Anschluß an PFLÜGER's Ausführungen, etwa durch ständig vor sich gehende Polymerisierungen und Anschluß der Moleküle der Nährstoffe, z. B. des Eiweißes, an das Riesenmolekül der lebenden Substanz, welches nach PFLÜGER die Zelle selbst ist — erfolgen. Auch in diesem Falle wird diese synthetische Arbeit wohl einzelnen Zellorganen zufallen müssen — welche für den Wiederaufbau, eventuell Neudifferenzierung der verschiedenen architektonischen Bestandteile des Zelleibes zu sorgen hätten. Das nun Entstandene, z. B. eine kontraktile Fibrille, wäre aber ihrerseits nicht mehr im Stande, sich selbst durch Polymerisierung zu vervollständigen oder zu erhalten — müßte demnach als alloplasmatisch (oder paraplasmatisch — KUPFFER) im Gegensatz zu den synthesierenden protoplasmatischen Organen gelten.

Wir sehen somit, daß der Verteilungsmodus der aufgenommenen Nährstoffe und die räumlichen Beziehungen zu einzelnen Zellteilen und Organen nichts weniger als a priori ableitbar oder erschließbar sind, vielmehr eine sehr wichtige und dankbare Aufgabe der Erforschung des Lebenden darstellen, ein Gebiet, welches noch kaum betreten wurde.

Im normalen Leben der Zelle ist die Stoffaufnahme nur selten auf dasjenige Maß reduziert, welches den unmittelbaren Bedürfnissen des Zelleibes entspricht. Es finden sich vielmehr fast stets Vorräte von aufgenommener Nahrung — sei es, wie es bei Protozoen der Fall ist, daß es sich um größere und kleinere Anhäufungen von nicht verarbeiteten, als solchen noch erkennbaren Nahrungspartikeln in den sog. Nahrungsvakuolen handelt, oder, — wie es für viele Metazoenzellen gilt, um Aufstapelung von Nährstoffen, wie Fetten, Eiweißen und Kohlenhydraten, welche von der Zelle selbst nicht für ihre eigene Ernährung, wohl aber als eine eminente Energiequelle und Stoffquelle im Dienste der kommenden Funktionen der Zelle selbst, oder des ganzen Organismus Verwertung finden. So sind namentlich die Leberzellen in einem ganz besonderen Maße geeignet, Kohlenhydrate in Form von Glykogen und Fette in feinsten Tröpfchen in sich aufzunehmen. Besonders lehrreich ist das Aussehen der Leberzellen nach reichlicher Zuckerfütterung. Die Anhäufung des Glykogens ist so massenhaft, daß das eigentliche Zellplasma völlig in den Hintergrund tritt und nach dem Auswaschen des Glykogens, die Zelle als ein sehr grobmaschiges, lichtes Gerüst übrig bleibt.

Die reiche Anhäufung von Fett in den Fettzellen ist ebenfalls ein beredtes Beispiel dieses ganz eigenartigen Vermögens der Zellen, Stoffe, die ihr nicht als Nahrung dienen können, in solchem Ueberflusse aufzunehmen; man muß unwillkürlich an die Vorgänge der Nahrungsaufnahme der Sarcodinen denken, bei welchen ja, wie wir

gesehen haben, eine eigentliche Uebersättigung nicht stattfindet. Wie einfach die Erklärung im ersten Falle auch sein mag, so rätselhaft scheint die Aufnahmefähigkeit der verschiedenen Metazoenzellen zu sein, und zwar wenn man berücksichtigt, daß bei den in dieser Hinsicht ganz exquisiten Fettzellen, eine amöboide Aufnahme durch aktiven Formwechsel ausgeschlossen ist, die aufzunehmenden Stoffe ja im übrigen in flüssiger Form den Zellen zugeführt werden. Dieses Aufspeicherungsvermögen der Zellen, auf welchem ja die Möglichkeit der Differenzierung und Organbildung beruht, gehört zu den wichtigsten Momenten des Zellenlebens. Um desto erfreulicher ist es, daß die hier obwaltenden allgemeinen Prinzipien unserem Verständnis, hauptsächlich durch PFEFFER's und OVERTON's Untersuchungen nahe gerückt zu sein scheinen.

Es wurde bereits im vorigen Kapitel darzutun versucht, auf welche Eigenschaften, resp. chemische Beschaffenheit der Plasmahaut, das qualitative Wahlvermögen der Zelle für verschiedene Stoffe zurückgeführt werden kann (OVERTON).

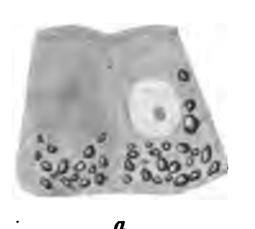
PFEFFER hat schon im Jahre 1891 in klarer Weise dargetan, in welcher Weise nun die Aufspeicherung der in die Zelle eingedrungenen Stoffe vor sich gehen mag: „es wird so lange aufgenommen, bis der den Verhältnissen entsprechende Gleichgewichtszustand innerhalb und außerhalb der Zelle erreicht ist. Durch eine dauernde Störung des Gleichgewichtes wird demgemäß erzielt, daß eine Pflanze aus sehr verdünnten Lösungen allmählich sehr große Mengen eines Stoffes, und ferner von einem viel, von einem anderen aber nahezu nichts aufnimmt. Solche Störungen des Gleichgewichts werden aber immer bewirkt, wenn ein Energiepotential unterhalten wird, indem der in die Pflanze (d. h. Zelle, Ref.) eingetretene Stoff irgend eine leichtere oder tiefere Umwandlung erfährt, gleichviel ob dabei lösliche oder unlösliche Verbindungen oder Produkte entstehen.“ Das Wahlvermögen und Speichern der Zelle wurde von PFEFFER und OVERTON sehr anschaulich durch Anilinfarben demonstriert, weil die Färbung gestattet, den Verlauf und den Ort der Anhäufung direkt zu verfolgen. Die Bindung des Methylenblau in der pflanzlichen Zelle geschieht z. B. nach PFEFFER durch Bildung unlöslicher gerbsaurer Salze.

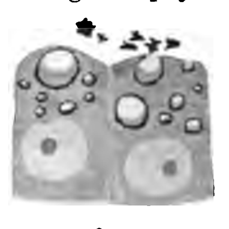
„Daß häufig die Bildung unlöslicher Körper die Ursache der Stoffanhäufung ist, dafür liefert die Entstehung und das Wachstum von Zellhäuten, Stärkekörnern, Krystallen von Calciumoxalat usw. schöne Beispiele.“ Die gelösten Stoffe aber, die (wie Zuckerarten, Salze organischer Säuren, Salpeter usw.) in die Umgebung nicht übertreten, befinden sich in der Zelle jedenfalls in einer nicht diosmierenden Form und müssen unter obigen Voraussetzungen in anderer Verbindung die Plasmahaut durchwandert haben.“ Das von PFEFFER aufgestellte Prinzip der Stoffspeicherung in den Zellen scheint in weitem Maße für die Vorgänge der Stoffspeicherungen und Ausscheidungen in der Niere zu gelten (GURWITSCH).

Es gelang letzterem Autor der Nachweis, daß einige Farbstoffe aus sehr verdünnten Lösungen im Blute, im Inhalte bestimmter Granula oder Vakuolen der Nierenepithelien in sehr hohen Konzentrationen gespeichert werden, so daß sie schließlich in krystallinischer Form zur Ausscheidung gelangen. Es scheint in diesen Fällen sich um echte Lösungen der Farbstoffe in halbflüssigen oder flüssigen Medien, wahrscheinlich Lipoiden zu handeln, da bei Behandlung mit

Fällungsmitteln, aus dem homogen gefärbten Inhalte der Vakuolen der Farbstoff sich in Krusten an der Oberfläche absetzt. (Fig. 68.)

Wenn auch die von PFEFFER gegebene Erklärung des Speicherungsvermögens der Zellen, für zahlreiche Fälle sehr zutreffend zu sein scheint, so ist es doch sehr zweifelhaft, ob „zur Erzielung des physio-





a *b* *c*

Fig. 68. Speicherung und Ausscheidung von Toluidinblau durch die Niere (Frosch).
a basal gelegene kleine Vakuolen mit einem dichten Farbstoffbelag (Schwarz).
b und *c* Auscheidung von krystallinischem Färbstoff (*b* bei intaktem Bürstenbesatz, *c* bei fehlendem Bürstenbesatz, vgl. Kap. IV).
(Nach GURWITSCH '901, etwas modifiziert.)

logischen Wahlvermögens die diosmotischen Eigenschaften in Verband mit den Umwandlungen, welche der eingedrungene Körper in der Zelle oder irgendwo in der Pflanze erfährt ausreichen" (PFEFFER).

Am meisten Schwierigkeit für diese Erklärungsweise scheint uns die kolossale Speicherung der Fette in manchen Zellen zu bereiten.

Obwohl der Fettansatz im Gegensatze zu manchen anderen stofflichen Umsätzen in den Zellen, sich in hohem Maße einem mikrochemischen Nachweise fügt, so wird die Deutung der Befunde vielfach dadurch unsicher, daß man zuweilen nicht entscheiden kann, inwiefern das in der Zelle nachgewiesene Fett tatsächlich als solches (eventuell als Fettseife) aufgenommen, oder vielmehr aus anderen Stoffen — Kohlenhydraten oder Eiweißen — in der Zelle durch ihre spezifische Tätigkeit gebildet wurde. Im besonderen Maße kann es für verschiedene Gewebe gelten, welche einen reichlichen Fettansatz aufweisen, ohne daß man eine scharfe Grenze zwischen echter Infiltration resp. Aufnahme von außen und fettig degenerativen Vorgängen ziehen könnte; dies gilt





a *b* *c*

Fig. 69. Fettansatz in den Leberzellen von Rana.
a Hungerleber, der Zelleib ausgefüllt mit fuchsinophilen Granula.
b Umwandlungsvorgang der fuchsinophilen Granula in Fettgranula (rotes Centrum, durch Osmiumsäure geschwärzte, d. h. fettige Oberfläche der Granula).
c Maximale Fettleber: Fett extrahiert, Granula in Fäden umgewandelt.
(Nach ALTMANN '90.)

im besonderen Maße für die Leberzellen und die echten Fettzellen. Aber auch in denjenigen Objekten, welche, wie die Darmepithelien, in exquisiter Weise echter Fettresorption obliegen, scheinen die Ansichten über die Anteile echter Speicherung des Resorptionsfettes und einer degenerativen Entstehung desselben aus Zellbestandteilen sehr strittig zu sein (ALTMANN und seine Schule, NICOLAS u. A. s. u.). Es

läßt sich demnach der Umfang der möglichen Fettaufnahme von außen, somit auch der Geltungsbereich der PFEFFER'schen Sätze durchaus nicht einschätzen.

Die Probleme des Fettansatzes wurden in besonders eingehender Weise von ALTMANN und seinen Schülern KREHL und METZNER und von NICOLAS erläutert; nachdem dieselben eine korpuskuläre Aufnahme des Fettes ausschließen konnten (s. o.) glaubten sie den Beweis erbracht zu haben, daß der Fettansatz stets an die Granula des Zelleibes gebunden erscheint: „das Granulum beladet sich allmählich in seiner Substanz mit Fett, und zwar entweder indem seine gesamte Masse gleichmäßig in Mitleidenschaft gezogen wird, oder indem nur die periphere Partie des Kügelchens sich hieran beteiligt. Im ersten Falle sehen wir an vielen Orten die allmählichen Uebergänge des farblosen Granulums zum grau bis schwarz gefärbten Körnchen, welche Farbenveränderung zugleich mit einem Anwachsen der Größe einherzugehen pflegt, im zweiten Falle beginnt der Prozeß als fast ungefärbtes liniäres optisches Ringelchen um allmählich in grob konturierte breite und dunkel geschwärzte vergrößerte Ringe überzugehen. Daß diese Ringe zur Substanz der Granula selbst gehören, also intragranulär

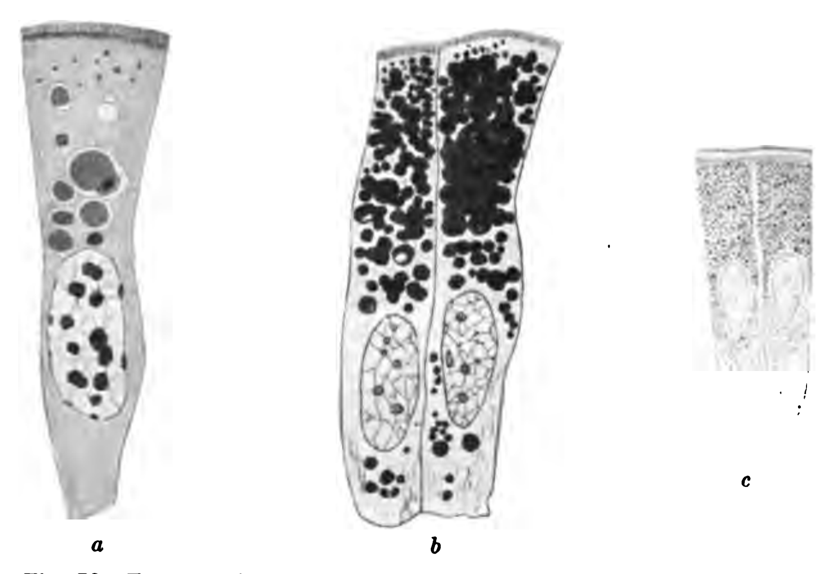


Fig. 70. Fettresorption im Dünndarmepithel des Tritons (nach NICOLAS '91).
a Hungerstadium. *b* Fettresorption.
c Darmzellen eines Sommerfrosches 5 Stunden nach Fütterung mit Fett, mit OsO^4 behandelt. Die Granula haben einen nur schwach grauen Ton, größere Fettgranula, ähnlich denen in *b*, sind noch nicht aufgetreten. (Nach KREHL '90.)

sind, läßt sich aus ihrer strengen Abgrenzung gegen die Umgebung und innigen Verbindung mit dem Granulum selbst folgern; es lassen sich auch vielfach Residua der spezifisch färbbaren Granulasubstanz in denselben nachweisen". Daß der Fettansatz innerhalb der Zelle etwas mehr als eine einfache physikalische Adsorption bedeute, scheint übrigens auch aus den mit den ALTMANN'schen Arbeiten fast gleichzeitigen von NICOLAS, und den neueren Untersuchungen von ARNOLD hervorzugehen. NICOLAS findet als konstantes Vorkommnis innerhalb der Dünndarmepithelien eigentümliche Granula und größere kugelige Einschlüsse, welche nach ihm eine wichtige Rolle bei der Absorption der Fette spielen; die als Seifen in die Zellen eindringenden Fette sollen sich auf diesen Gebilden fixieren (was ja im Sinne PFEFFER, GURWITSCH's gedeutet werden könnte S. 131, 132) aber u. U. auch bestimmte chemische, wahrscheinlich synthetische Umwandlungen seitens der letzteren erfahren. Auch der Kern scheint nach NICOLAS bei diesen Vorgängen verschiedene Veränderungen zu erleiden.[1])

---

[1]) Die neueren Ermittelungen von ARNOLD scheinen im wesentlichen die ALTMANN'sche Lehre in Bezug auf die Leberzelle zu bestätigen, indem viele Fettkörnchen als fettführende umgewandelte Zellbestandteile — Plasomen — angesehen

Ueber das erste Auftreten und Spaltung des Fettes in der pflanzlichen Zelle lauten die Angaben weniger bestimmt. Es scheint, daß keine Spezialorgane mit der Bildung des Oeles betraut sind, welches im Plasma zunächst in sehr feiner Verteilung auftritt; es werden jedoch Fälle beschrieben, wo die Chromatophoren zur Oelbildung befähigt sind, es können auch vielleicht zuweilen spezielle Organe, sog. Elaioblasten (Oelbildner) in Betracht kommen: dieselben scheinen allgemein aus einem plasmatischen Stroma und zahlreichen sehr kleinen Oeltröpfchen zu bestehen (PFEFFER, ZIMMERMANN, RACIBORSKI).

Ein wirklich nachweisbarer Ansatz von eiweißartigen Stoffen findet, namentlich in der tierischen Zelle, nur selten statt. Der einzige gut verfolgbare Fall beschränkt sich auf die Bildung der Dotterplättchen in den wachsenden Eizellen; die genaue Untersuchung der hierhergehörenden Einzelvorgänge bietet eine Fülle interessanter und zum Teil prinzipiell wichtiger Tatsachen. Wenn man von sehr dotterarmen Eiern ausgeht, als deren schönster Repräsentant die Echinodermeier gelten können, so haben wir im ganzen Protoplasma ein prächtiges Wabenwerk vor uns, dessen Enchylemm allem Anscheine nach aus flüssigen Substanzen besteht, deren Deutung als Nährstoff im Gegensatz zur echt protoplasmatischen Natur der Wabenwände, streng genommen, etwas unsicher erscheint (WILSON). Nehmen wir nun einen Uebergang zum dotterreicheren Typus, so sehen wir dieselbe regelmäßige Anordnung der kleinsten Dotterpartikel, Dottergranula als Inhalt eines ganz feinen, dichten Wabenwerkes. Je größer die Dotterplättchen, desto mehr tritt das feine plasmatische Wabenwerk in den Hintergrund und desto entfernter der morphologische Zusammenhang mit der echten alveolären Struktur.

Die Verfolgung der Speicherung der Substanz der Dotterplättchen durch den wachsenden Ovocyten gewährt uns einen gewissen Einblick in die, dem Wesen nach wahrscheinlich homologen Vorgänge der Ernährung der anderen Körperzellen.

Die Dotterbildung geht, wie jetzt kaum mehr bestritten werden darf, aus zwei distinkten Quellen, einer inneren centralen, der Eizelle selbst angehörenden, und einem mächtigen Materialzufluß von außen von den sog. Nährzellen, vor sich.

Nach den übereinstimmenden Ergebnissen der neueren Forscher, zum Teil im Gegensatze zu den Anschauungen der älteren, besitzen die jungen Ovocyten in ihrer sog. vitellogenen Schicht, einer sichelförmigen Plasmaanhäufung, welche das Idiozoma der Ovocyten umgibt und kappenförmig dem Keimbläschen anliegt, die eigentliche primäre Matrix der Dotterbildung.

Durch eine allmäliche Desaggregation der im Beginne kompakten Schicht und feine Zerteilung ihres granulären Materials auf größere Bereiche des Zelleibes, wird, wie besonders aus den Ergebnissen von v. BAMBECKE (Pholcus phalangoides, und CRAMPTON (Molgula) v. d. STRICHT u. A. zu folgen scheint, die erste Anlage zur Entstehung des Dottermaterials, wohlgemerkt nicht der eigentlichen Dotterplättchen geliefert. Mit besonderem Nachdruck wird von v. BAMBECKE auf die Tatsache hingewiesen, daß die aus dem „Noyau vitellin“ entstandenen Granula, einer fettigen Metamorphose anheimfallen (vgl. Fig. 28) und als solche wohl nur ausnahmsweise direkt in die Vitellinplättchen übergehen könnten; „es unterliegt keinem Zweifel, daß den Fettgranula der Wert

werden müssen. — Zum Teil ablehnend verhält sich dagegen SCHMAUS, welcher die Ringbildung für Quellungserscheinung der Fixierung erklärt.

deutoplasmatischer Bildungen zukommt, es kommt denselben jedoch eine nur vorübergehende Existenz zu; sie werden resorbiert und durch das Eiplasma assimiliert. Als Folge dieser Resorption oder Assimilation werden dann von dem Protoplasma die echten Dotterplättchen erst ausgearbeitet oder sezerniert.“ [1])

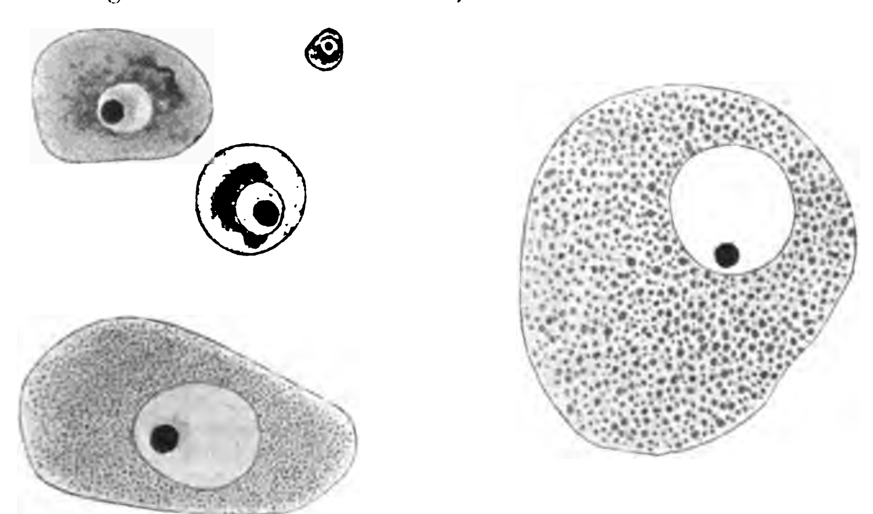


Fig. 71. Entwicklung des Eies von Molgula manhattensis (einer Ascidie), Fragmentierung der vitellogenen Schicht und Entstehung der Dotterelemente aus derselben (vgl. Text). (Nach CRAMPTON ’99.)

CRAMPTON und einige andere Autoren sind eher geneigt, die Zerfallprodukte der vitellogenen Schicht für die ersten Anlagen der Dotterplättchen zu erklären. Diese Auffassung gewinnt an prinzipieller Bedeutung, wenn man die vielen Anhaltspunkte in Betracht zieht, welche von den genannten Autoren für die nahen Beziehungen der vitellogenen Substanz zum Eikern sprechen.

Wenn man auch einige Punkte in den Endumwandlungen der vitellogenen Schicht bei ihrem Zerfall, in suspenso lassen muß, so dürfen wir aus den vorliegenden Tatsachen die Grenzen ihrer Bedeutung für die Dotterbildung ziemlich eng setzen: 1. die vitellogene Schicht ist stets völlig verbraucht oder in feinste Granula zerfällt, ehe die ersten Dotterplättchen erscheinen; 2. das Gesamtvolumen der Eizellen (namentlich der großen, dotterreichen) in dem Augenblicke des ersten Auftretens der Dotterplättchen ist verschwindend gering im Vergleich zu den ausgewachsenen Eizellen; es kann somit nicht bestritten werden, daß das Gros des Substanzzuwachses der Eizelle, das eigentliche Wachstummaterial derselben, von außen geliefert wird, daß wir es somit mit einem ganz exquisitem Falle von

---

[1]) Ob die Elemente der vitellogenen Schicht oder Dotterkerne aus dem Kernchromatin entstehen, ist eine noch strittige Frage: BAMBECKE (Fig. 72), MERTENS, NĚMEC sprechen sich im positiven Sinne aus, CRAMPTON hält dagegen ihre chromatische Natur, d. h. Zusammensetzung aus Nukleoproteiden für ausgeschlossen. In einer etwas abweichenden Weise sprechen sich CARNOY und LEBRUN für die nukleoläre Herkunft der Anlagen der Dotterplättchen bei Amphibien aus (s. u.).

einer Ernährung, sogar Uebenernährung einer Zelle mit eiweißartigen Substanzen und einem bedeutenden Ansatz derselben zu tun haben.

Ueber den Weg, auf welchem der Eizelle die reichliche Materialzufuhr zufließt, dürfte man wohl allgemein einverstanden sein: die sog. Nährzellen bei den niederen Tieren, die Follikularzellen der höheren, dürften unbestreitbar als eigentliche Nährstofflieferanten angesehen werden (vgl. S. 126 ff.).

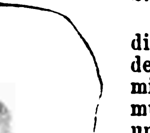


Fig. 72. Austritt einer Chromatinwolke in das Cytoplasma und Entstehung der vitillogenen Schicht im Ovocyt von Scorphaena Scropha. (Nach v. BAMBECKE '93.)

Ein völlig dunkler Punkt bleiben dagegen die sich bei diesem Ernährungsprozeß abspielenden stofflichen Umsätze: in Bezug auf die chemische Seite derselben sind wir wohl auf bloße Vermutungen angewiesen;[1]) desto wertvoller dürften uns dagegen die wenigen morphologischen Ermittlungen erscheinen.

Es wurde im vorigen Kapitel bereits hervorgehoben, daß in den dotterreichen Eiern der Fische, Amphibien und Sauropsiden, die Menge und Gesamtvolumen der Zellen des Follikularapparates einer wachsenden Eizelle, im Vergleich zur letzteren verschwindend klein ist: eine Substanzabnahme der Follikularzellen oder gar eine phagocytäre Tätigkeit der Eizelle läßt sich ausschließen; die Follikularzellen nehmen umgekehrt, beim Wachstum der Eizelle sowohl an Zahl wie an Volumen zu, bleiben jedoch auch auf der Höhe ihrer Ausbildung außerordentlich substanzarm.

Es ist z. B. in den Follikularzellen des Salamanders (auch anderer Amphibien — O. SCHULTZE, JORDAN u. A.) nur sehr wenig Protoplasma vorhanden. Der Zelleib wird vielmehr durch einen großen, unregelmäßig geformten Kern fast völlig ausgefüllt; wenn man den riesigen und schnellen Zuwachs der Eizellen in Betracht zieht, so erscheint die Ernährung der Eizelle resp. ein Materialzufluß für die Dotterplättchen aus der Substanz der Follikularzellen selbst als direkt ausgeschlossen: letztere können nur als Nahrungsüberträger aus den umgebenden Blutgefäßen, etwa analog den Darmepithelien in Bezug auf den Inhalt des Darmlumens funktionieren; wenn wir noch außerdem die außerordentlich feinen plasmatischen Verbindungen der Follikularzellen mit der wachsenden Eizelle berücksichtigen, wie sie von FLEMMING, RETZIUS, PALADINO an Saugereiern nachgewiesen wurden (vgl. auch Fig. 74), so ist jede Möglichkeit eines Uebertrittes von geformter Substanz aus den ersteren in die letztere ausgeschlossen.[2]) Die Eizelle ernährt sich somit mit gelösten eiweißartigen Stoffen und in dieser Tatsache liegt das prinzipielle Interesse dieser Vorgänge in cytologischer Hinsicht; die Dotterplättchen erscheinen als echter Nahrungsansatz und zwar von eiweißartigen Stoffen.

Die Vorgänge der Entstehung der Dotterplättchen lassen sich sehr genau verfolgen und gewähren so manchen interessanten Aufschluß über die räumlichen Be-

---

[1]) CARNOY und LEBRUN, welche die Dotterbildung der Amphibien in eingehender Weise prüften, gelangen zu folgenden Vorstellungen: Die Dotterplättchen sind Produkte einer gemeinsamen Tätigkeit des Kernes und des Cytoplasmas: der erstere liefert die Paranukleinsäure, die letztere die Globuline (die Vitelline werden allgemein als Paranukleoglobuline betrachtet; vgl. S. 156 ff.). Die Paranukleinsäure entsteht durch hydrolytische Spaltung der Substanz der massenhaft zerfallenden Nukleolen (vgl. Kap. VI) und bildet sich aus der echten Nukleinsäure durch Verlust der Xantinbasen. Die Paranukleinsäure soll nun in den Bildungsstätten der Dotterplättchen mit den Globulinen zusammentreffen und dadurch zur Entstehung der Vitelline führen.

Wenn man von den speziellen Angaben über die Herkunft der Paranukleinsäure absieht, so decken sich diese Vorstellungen im wesentlichen mit den Ermittlungen von CRAMPTON und v. BAMBECKE, indem auch hier die Residuen des nukleogenen Dotterkernes gewissermaßen als Bildungsstätte der aus dem Cytoplasma entstehenden Dotterplättchen angesehen werden.

[2]) Die, in Fig. 73 abgebildeten, von der Eioberfläche zur Zona pellucida ausgehenden feinen plasmatischen Verbindungen, müssen wohl als optischer Ausdruck einer Alveolarschicht aufgefaßt werden.

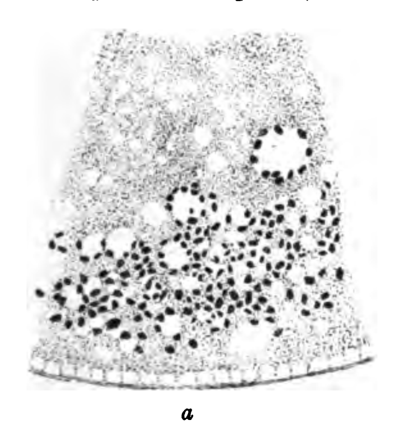
ziehungen des Protoplasmas — der lebenden Substanz — zur aufgenommenen Nahrung:

Wenn wir uns das undifferenzierte, deutoplasmafreie Protoplasma einer jungen Eizelle oder eines hungernden Protozoon denken und eine elementare Zusammensetzung desselben aus hypothetischen, ultramikroskopischen Einheiten (z. B. Micellen, Plasomen etc.) und dann einen weiteren, bereits morphologischen Aufbau desselben, z. B. in Form eines Wabenwerks annehmen, so dürften in Bezug auf das Eindringen der gelösten Nahrungsstoffe, dieselben Fragen auftauchen, welche so vielfach anläßlich der sog. Quellungsfähigkeit des Plasmas diskutiert werden: lagern sich die eingedrungenen Nahrungsmoleküle zwischen die hypothetischen Micellen, oder füllen sie das Enchylemma, den Wabeninhalt, aus? Wird, mit anderen Worten, eine bestimmte gegebene Kontinuität der Teilchen der eigentlich lebenden Substanz unter allen Umständen gewahrt, oder können dieselben durch die Nährmoleküle auseinandergedrängt werden?

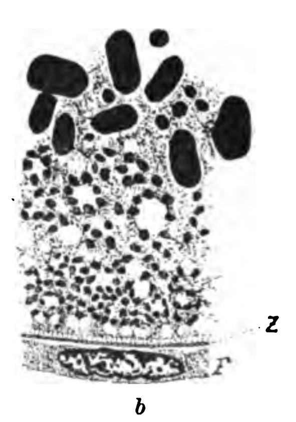
Wenn man den hypothetischen und, wie es scheint, ganz fruchtlosen Boden der molekulären Betrachtungsweise verlassen will, so stellen sich die aufgeworfenen Eventualitäten als rein morphologische Fragen: werden bei der Nahrungsaufnahme die Wabenwände dicker, resp. die Wabenräume enger, oder erfolgt umgekehrt eine Aufblähung der Enchylemmaräume und Dehnung der Wabenwände? Die ermittelten morphologischen Tatsachen könnten dann wiederum für sehr weitgehende molekuläre Spekulationen verwertet werden.

Eine nähere Untersuchung der Dotterbildung der Amphibien gibt uns Aufschluß über einige in Betracht kommende Fragen.

Zur Zeit des ersten Auftretens der Dotterplättchen im Ei des Salamanders ist jede Spur der vitellogenen Substanz verschwunden. Das Eiplasma tritt als ein durchaus gleichartiges, außerordentlich dichtes Gefüge auf; im fixierten Zustande erscheint es als aus einem sehr dichten Filzwerk gebaut, ein Bild welches wir auch sonst im dotterfreien Eiplasma anzutreffen pflegen; inwieweit dieses Filzwerk, welches als Wabengerüst zu deuten ist, vital präexistiert, oder einem Gerinnungsgebilde entspricht, muß völlig dahingestellt bleiben.



a



b

Fig. 73. Bildung der Dotterplättchen im Ovarialeie des Salamanders. (Kleine Eisegmente — periphere Zone dargestellt) in *b* Follikularepithel eingezeichnet (*F*). *Z* Zona pellucida. (Eidurchmesser in *b* über 1 mm.)

Residuen des zerfallenen Dotterkernes sind nicht nachweisbar, was natürlich durchaus nicht ausschließt, daß dieselben, oder die Paranukleinsäure (Carnoy und Lebrun) im Cytoplasma verteilt sind.

Das regelmäßige, feine Gefüge des Cytoplasmas wird durch zahlreiche, größere und kleinere Vakuolen gestört, welche namentlich in

der Nähe der peripheren Zonen des Eies, der Bildungstätte der Dotterplättchen, zahlreich vertreten sind; ein gerinnbarer oder färbbarer Inhalt läßt sich in denselben nicht nachweisen.

Die Dotterplättchen tauchen an den periphersten Schichten der Eizelle und zwar in streng regelmäßigen, konzentrischen Zonen auf, welche sich nachweisbar von der Peripherie, gegen das Eicentrum ausbreiten, was sowohl durch ein Vergleich der verschieden alten Eizellen, als auch der relativen Größe der Dotterplättchen der verschiedenen Zonen erschlossen werden kann. Die einzelnen Dotterplättchen tauchen ganz unvermittelt in einer Größe von 2—3 μ auf, die auffallende Konstanz dieser Dimensionen und ihrer Form, das Fehlen jeder mikrosomalen Einschlüsse oder Elemente im Plasmaretikulum, scheint ihre Genese durch Wachstum der präformierten Plasmagranula, namentlich aus Residuen der zerfallenen vitellogenen Schicht, wenigstens für die Salamandereier vollständig auszuschließen. Am eigentümlichsten sind jedoch die Beziehungen der kleinsten auftauchenden Dotterplättchen zu den oben erwähnten Vakuolen; es kann als völlig sicher angesehen werden, daß die ersteren stets an den Rändern der letzteren entstehen und die Vakuolenhöhle in einem zierlichen Kranz (im optischen oder wirklichen Schnitte) begrenzen; sie ragen dabei meistens in das Vakuolenlumen hinein (vgl. besonders Fig 73 a) (vgl. auch Carnoy und Lebrun).

Im Vergleich zu den definitiven Dotterplättchen sind die jungen, zuerst auftauchenden verschwindend klein (vgl. Fig. 73 b). Es fehlen jedoch trotzdem Andeutungen eines Verschmelzens der Kleinen zur Bildung von Großen.

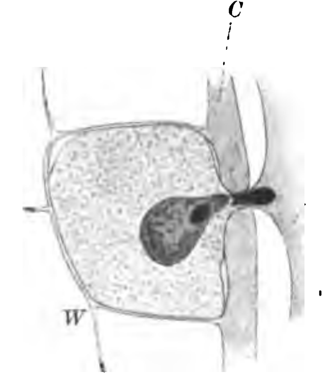


Fig. 74. Teil eines Archegoniums (A) und eine Wandungszelle (W) von Cycas revoluta. Die Wandungszelle (einer tierischen Follikularzelle vergleichbar) steht durch eine plasmatische Brücke mit dem Archegonium in Verbindung — eine Proteinstoffgranulation steht im Begriffe in das Archegonium einzutreten. Der Kern schnabelförmig gegen die Verbindungsbrücke ausgestreckt. (Nach Ikeno '98.)

Wenn wir die kurz geschilderten Punkte der Entstehung und namentlich des Wachstums der Dotterplättchen überblicken, so scheint für uns die Annahme unabweisbar, daß es sich um eine Art Auskrystallisierens aus einer Mutterlauge, welche höchst wahrscheinlich den Inhalt der Vakuolen ausmacht, handeln muß (Carnoy und Lebrun); das Weiterwachstum der Dotterplättchen hätte unter diesem Gesichtspunkte keine Erklärungsschwierigkeiten zu bieten.[1])

[1]) Von hohem Interesse für die hier vertretene Auffassung der Entstehung der Dotterplättchen durch Kondensation des Vakuolen- oder Wabenhöhleninhalts ist das unvermittelte, plötzliche Auftreten der Dotterplättchen im jungen Zelleib in der definitiven Größe und Gestalt im Eie der Copepoden, beim Uebergang aus dem Ovar in den Ovidukt (Canthocampus — Haecker '98).

Es liegt nun die Annahme nahe, daß die chemische Ausarbeitung der vitellogenen Stoffe nicht dem Eiplasma selbst, sondern bereits den Follikularzellen zufällt und daß die Eizelle nur als Depot für die Ablagerung der im flüssigen Zustande importierten Stoffe in den Alveolen ihres Wabenwerkes funktioniert und darin etwa der Fettaufnahme durch Darmepithelien usw. näher käme. Eine Gewißheit über diesen Punkt läßt sich allerdings vorderhand nicht erlangen.

Teleologische Gründe sprechen allerdings sehr zu Gunsten der letzten Eventualität: sollten in der Tat die Vitellinsubstanzen ein Elaborat des Eiplasmas selbst sein, so wäre der Sinn dieser riesigen chemischen, wohl synthetischen Tätigkeit des Eiplasmas nicht einzusehen, da es sich ja um vorübergehende Gebilde handelt, welche im weiteren Leben der Zelle vom selben Cytoplasma wieder eingeschmolzen und assimiliert werden müßten; finden dagegen die betreffenden Synthesen in den Follikularepithelien statt, so hätte das Eiplasma nur die Aufspeicherung des fertigen zugeführten Materials zu besorgen.

Ein sehr nahes Analogon der Dotterbildung der tierischen Eier wird in den pflanzlichen Samenzellen in der Gestalt der sog. Aleuronkörner (Proteinkörner) angetroffen.

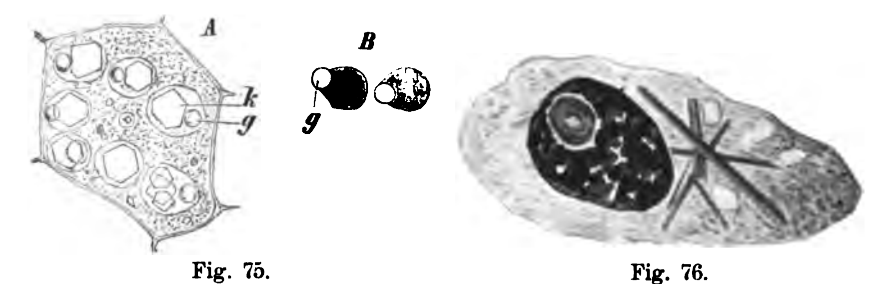


Fig. 75. Fig. 76.

Fig. 75. Aleuronkörper in den Zellen des Rizinussamens. *k* Krystalloide. *g* Globoide. (Nach STRASSBURGER '900.)

Fig. 76. Krystalloide im Cytoplasma einer Haarzelle der Blüte von Scilla patulla. (Nach L. HUIE '95).

Nach den, ziemlich übereinstimmenden Ansichten von LIEDTKE, WALKER, WERMINSKI, v. TIEGHEM u. A. entstehen die Proteinkörner aus Vakuolen. Die Bildung derselben beginnt damit, daß der große Saftraum der betreffenden Zellen sich in eine Anzahl von Vakuolen teilt, deren Zahl und Gestalt schließlich derjenigen der zu bildenden Proteinkörner entspricht; durch Plasmolyse konnte WALKER den strikten Nachweis erbringen, daß es sich um echte Vakuolen handelt. In den Vakuolen treten nun zunächst die Anlagen der Proteinkörner auf und nehmen allmählich an Größe zu. Die Einschlüsse werden als Globoide und Krystalloide unterschieden. Das Wachstum und die Verwandlung der flüssigen Grundmasse der Vakuolen in die feste Grundmasse der Proteinkörner beruht nach WERMINSKI auf Wasserentziehung und läßt sich auch durch künstliche Einflüsse (Exsiccator etc.) erzeugen.

Nach den Analysen VAN TIEGHEM's sollen die Globoide aus zusammengesetzten Calciumphosphaten (Glycerophosphaten oder Saccharophosphaten) und Magnesiumsalzen, bestehen. Die Krystalloide sind eiweißartige Körper und bilden einen speziellen Fall der im Pflanzenreich ungemein verbreiteter Anhäufungen von Proteinkrystallen sowohl im Kern, wie im Plasma.

Die Proteinkrystalloide, welche namentlich von ZIMMERMANN, STARK, POIRAULT, HUIE u. A. genauer untersucht wurden, bilden ein ganz beständiges Element der Zellkerne und des Plasmas in sämt-

lichen Zellarten, in welchen sie aufzutreten pflegen. Bei der Entstehung der Proteinkrystalloide scheinen verschiedene Möglichkeiten vorzuliegen. ZIMMERMANN hält es (für Polypodium irreoides) für sehr wahrscheinlich, daß der Bildung der Proteinkrystalloide, das Auftreten von kleinen kugelförmigen Körpern, vielleicht Eiweißvakuolen, die sich später zu größeren vereinigen, vorausgeht. Nach BORZI entstehen bei Convolvulus die Krystolloide im Innern von Eiweißvakuolen. STARK findet bei Rivina und Syringa, daß die Krystalloide gleich bei ihrer Entstehung in den jungen Organen, krystallinische Form besitzen. Die stark anwachsenden Krystalloide können, nach BORZI, die Kerne zum völligen Schwund bringen oder auch von allen Seiten komprimieren (ZIMMERMANN) (Fig. 78).

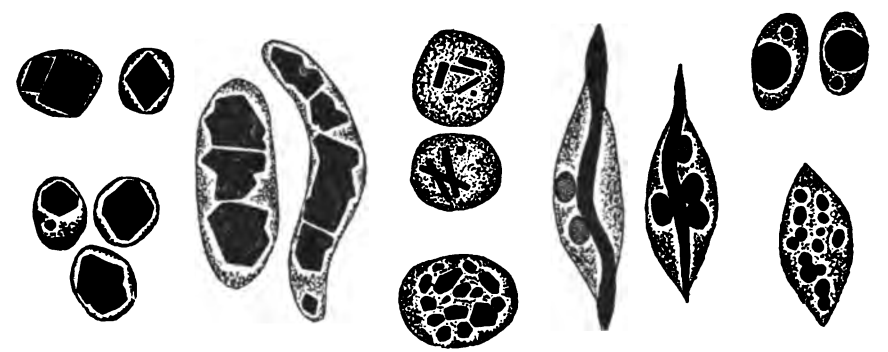


Fig. 77. Verschiedene pflanzliche Kerne mit Proteinkrystalloiden. (Nach A. ZIMMERMANN '96.)

Im Gegensatz zu den pflanzlichen Zellen, sind Ablagerungen von Proteinkrystalloiden in den tierischen Zellen relativ selten und wurden bis jetzt mit Sicherheit nur in den Hodenzwischenzellen von. F. REINKE nachgewiesen. (Fig. 79.)



Fig. 78. Kerne aus dem Kelch von Genista aetnensis mit den anliegenden, schwarz gezeichneten Proteinmassen. (Nach A. ZIMMERMANN, '96.)

Fig. 79. Albuminoidkrystalloide in den Hodenzwischenzellen des Menschen. (Nach F. REINKE '93.)

Die Proteinkrystalloide dürfen keinesfalls echten Krystallen gleichgestellt werden, wie schon durch die älteren Untersucher, namentlich durch NÄGELI, festgestellt wurde. Ihre abweichenden Eigenschaften sind: bedeutende Quellbarkeit unter Beibehaltung der ursprünglichen Form, Fehlen der für Krystalle typischen Winkelkonstanz und zuweilen auch einer nachweisbaren Anisotropie.

Die interessanten, bis jetzt ermittelten Tatsachen über den Verbrauch der verschiedenen Krystalloide und der Proteinkörner, lassen dieselben den Dotterelementen besonders nahe stellen.

Von Interesse sind die Beziehungen der Entstehung der Krystalloide zum allgemeinen Stoffwechsel der Zelle, wie dieselben namentlich durch STOCK ermittelt wurden. Die Verminderung des N-Gehaltes der Nährlösungen verursachte Verschwinden der Krystalloide in den Kernen und Chromatophoren; durch erneute Zufuhr von Stickstoff konnte das Wiederauftreten derselben veranlaßt werden; das Fehlen der Calciumsalze in der Nährflüssigkeit bewirkte dagegen in den Versuchspflanzen Häufungserscheinungen von Proteinkrystallen; läßt man abgeschnittene Blätter von Rivina längere Zeit auf nitrathaltiger Flüssigkeit liegen, so tritt Bildung von Proteinkrystallen auch außerhalb der Zellkerne auf.

Das Auftreten der Krystalloide bei reichlicher Ernährung, namentlich in den Aleuronkörnern der Samen und in den Winterknospen, ihr allmählicher Schwund bei Inanitionserscheinungen der Zellen, vor dem Absterben des betreffenden Teiles und namentlich in den keimenden Samen, lassen keinen Zweifel darüber aufkommen, daß sie als echte Reservestoffe der pflanzlichen Zelle, als Eiweißansatz innerhalb derselben, angesehen werden müssen. Wir sehen somit, wie allgemein die Erscheinung zu sein scheint, daß die von der Zelle aufgenommene Nahrung von dem eigentlichen Protoplasma stets räumlich scharf gesondert bleibt.

Genauere Kenntnis des allmählichen Einschmelzens und Schwundes der Dotterplättchen der tierischen Eier, der Aleuronkörner und Proteinkrystalloide der pflanzlichen Zellen und namentlich der morphologischen und chemischen Veränderungen der einzelnen Plasma- und Kernbestandteile, könnte uns den Schlüssel zum Verständnis der eigentlichen Assimilation der Nahrung, d. h. des Aufbaues des Protoplasmas aus unbelebten Stoffen, eines der Hauptrātsel der Biologie, abgeben. — Die Erforschung dieser kardinalen Frage steht jedoch heute in ihren allerersten Anfängen; es kann nicht mal behauptet werden, daß ernste Anläufe zu ihrer Lösung gemacht worden sind. Was den Verbrauch der Dotterplättchen betrifft, so wissen wir nur, daß derselbe ein sehr allmählicher ist, und daß embryonale Zellen mit schon ausgebildeten histologischen Differenzierungen ihrer Außenform, z. B. Neuroblasten mit langem Achsencylinderfortsatz, noch zahlreiche Dotterplättchen aufwiesen; nach den Beobachtungen von HERLITZKA bleibt dagegen im Epithel des Darmes von Triton die Sonderung in einzelne Zellterritorien, solange hier die Dotterplättchen noch reichlich vorhanden sind, aus. Inwiefern auch die weiteren Differenzierungen innerhalb der Zellen Hand in Hand mit dem Einschmelzen der Dotterplättchen gehen, ob das assimilierte Material direkt in sichtbare alloplasmatische Differenzierungen der Zelle, z. B. Fibrillen usw., umgewandelt wird, oder ob zunächst die Menge des indifferenten Plasmas in der Zelle zunimmt, ist eine völlig offene Frage.

Einige Angaben über das Einschmelzen der Proteinkörner bei der Keimung der Samen finden wir bei WALKER und WERMINSKI. Die Körner schmelzen in ihre ursprünglichen Vakuolen ein, welche allmählich zu einer einzigen Vakuole sich vereinigen. Nach LIEDTKE soll dagegen die Auflösung der Proteinkörner niemals im Innern von Vakuolen, sondern im „Zellinhalt" stattfinden. Von den Einschlüssen der Proteinkörner schwinden nach WERMINSKI zuerst die Krystalloide, später aber auch die Globoide.

Wenn wir nun die uns bekannt gewordenen, ziemlich zahlreichen Fälle von Speicherung eiweißartiger Substanzen überblicken, so sehen wir, daß im allgemeinen nicht etwa die plasmatischen Retikulumelemente oder Wabenwände die Eiweiße in molekulärer Form der Intussusception aufnehmen, sondern daß für diesen Zweck die Wabenhöhlen, die Enchylemmaflüssigkeit ausersehen wird. Wenn wir uns, darauf gestützt, eine Vorstellung über die gegenseitigen Beziehungen z. B. der Dotterplättchen zum Plasma in den späteren Lebensstadien

des Eies zu machen versuchen, wo durch die Tatsache des allmälichen Schwundes des Dotters aus den Zellen, sein Verbrauch seitens des Zellplasmas, d. h. der Wabenwände evident wird, so wird zunächst der theoretisch wichtige Schluß zu ziehen sein, daß ein möglichst innige Kontinuität der lebenden Plasmateile für das Zustandekommen der Lebensfunktionen, unumgängig notwendig zu sein scheint. Es ist ja zu erwägen, daß ebensogut, wie in den stets an Größe zunehmenden Wabenräumen, die Aufspeicherung der Eiweißstoffe auch in den Wabenwänden selbst vor sich gehen könnte, wobei das Reichtum eines Eies an solchen Vorratsstoffen sich in außerordentlich mächtigen Wänden der Waben und sehr kleinen Höhlen, mit a. W. in einem dichterem Plasmagefüge derselben äußern müßte.

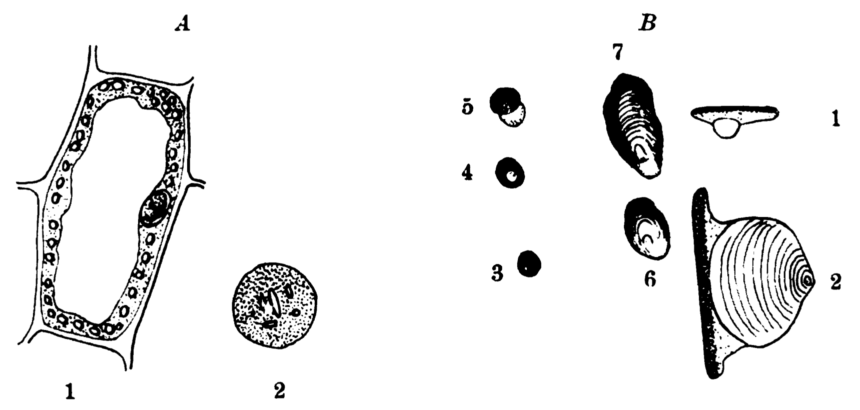


Fig. 80. *A* Chlorophyllkörner in einer Blattzelle von Valisnenia spiralis. 2 Chlorophyllkorn aus einer Blattzelle von Selaginella (stark vergrößert): im Innern — Stärkekörner.
B Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern: 1 u. 2 Phajus grandifolius, 3—7 Pelleonia.
(*B* 1, 2 nach Strassburger, die übrigen nach Pfeffer.)

Wenn wir nun die Ablagerung der Proteinstoffe im Cytoplasma auf die oben (S. 131 ff.) entwickelten Prinzipien des elektiven Wahl- und Speicherungsvermögens der Zelle zurückzuführen versuchen, so scheinen die Tatsachen, den von Pfeffer als Erklärung erwogenen Möglichkeiten im allgemeinen sehr günstig zu sein: wenn eine bestimmte Zelle, vermöge ihrer Kern- oder Plasmatätigkeit, bestimmte Stoffe in kleinen Mengen und einzelnen Herden im Cytoplasma auszuarbeiten vermag, so können dieselben, die von außen auf diffusionellen Wege eindringenden Nährstoffe, z. B. gelöste Eiweißkörper in größeren Mengen chemisch binden, oder fermentativ in eine unlösliche Form verwandeln usw. kurz, eine bedeutende Speicherung derselben erzeugen.

Wenn somit das Prinzip selbst, unserem Verständnis keine besonderen Schwierigkeiten zu bereiten vermag, so gehört die eingehende Untersuchung der hier vorkommenden chemischen Umsetzungen im vollen Umfange der Zukunft.

Die Speicherung der Kohlenhydrate geschieht in den tierischen Zellen unter der Form des Glykogens. Als Hauptbildungstätten des-

selben müssen die Leberzellen betrachtet werden, welche bei reichlicher Fütterung mit Kohlenhydraten, enorme Glykogenmengen aufweisen, wobei das Zellplasma auf unscheinbare Stränge und Balken reduziert wird.

In größeren Mengen wird das Glykogen auch in vielen anderen Geweben vorgefunden, ein mikroskopischer Nachweis desselben gelingt namentlich in embryonalen Geweben.

In welcher Form die Kohlenhydrate der Nahrung in die Zellen behufs Glykogenbildung einzudringen vermögen und in welchem Umfange das in den Zellen deponierte Glykogen durch Abspaltung von Eiweißen entsteht, ist bis jetzt noch nicht genügend ermittelt.

Die reichhaltigste Kohlenhydratspeicherung findet wohl in den grünen Pflanzenzellen statt. Die diesbezüglichen stofflichen Umsätze treten jedoch insofern von den besprochenen Vorgängen der Stoffspeicherung abseits, als es sich hier nicht um Aufnahme der Stoffe als solcher aus der Umgebung, sondern um eine Synthese derselben aus der aufgenommenen CO_2 innerhalb der Zelle, durch vitale Tätigkeit derselben handelt. Es ist auch dementsprechend, schon a priori zu erwarten, daß die Aufgabe der intracellulären Stärkeproduktion speziellen cellulären Organen, sog. Chloroplasten zufällt.

Die Chloroplasten gehören zu den eigentümlichen Organellen der pflanzlichen Zellen, welche als Chromatophoren, Leukoplasten u. a. bestimmten Funktionen obliegen, und soweit bekannt, nur durch Teilung aus ihresgleichen entstehen, wobei eine Verwandlung eines Leukoplasten in einen Chromoplast und umgekehrt, je nach Umständen stattfinden kann. In Bezug auf den Bau der Chloroplasten, herrscht noch eine gewisse Meinungsverschiedenheit und Unklarheit; es scheint nach A. Mayer, Schimper und Chmeliewsky, als Grundlage des Chloroplasten ein farbloses Stroma vorzuliegen, in dessen vakuolenähnlichen Räumchen Chlorophyll eingestreut ist. Ob letzteres im lebenden Chloroplasten gelöst oder in einer anderen Weise angehäuft oder gebunden ist, ist noch unentschieden.

Die Bildung der Stärkekörner durch Synthese aus CO_2 der Luft geht nur unter Belichtung vor sich; die Stärkekörper entstehen bald an der Oberfläche der Chloroplasten, bald im Innern derselben, und wachsen, wie Schimper, im Gegensatz zu Nägeli nachgewiesen hat, durch konzentrische Apposition um einen ursprünglichen Bildungsherd.

Obwohl das Chlorophyll zu den Hauptbestandteilen des synthetischen Apparates des Chloroplasten gehört, so ist seine physiologische mit Absorption der CO_2 verknüpfte Tätigkeit nur im Verband mit dem lebenden Chloroplasten möglich. Aus den bekannten chemischen Eigenschaften des isolierten Chlorophylls kann demgemäß die assimilatorische Wirkung des Chloroplasten nicht erklärt werden.[1])

---

[1]) Das nähere über Stärkebildung und Morphologie der Stärkekörner vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Zimmermann '94 und die botanischen Lehrbücher.

B. Intracelluläre Verdauung und Verwertung der verdauten Nahrung.

Die Erforschung der Vorgänge der Substanzspeicherung berührt das stoffliche Leben der Zelle nur von einer, streng genommen eher untergeordneten Seite.

Im Mittelpunkte der vitalen Wichtigkeit und des Interesses stehen selbstverständlich die Prozesse der intracellulären Verdauung und Assimilierung der aufgenommenen Stoffe.

Die Aufgabe der Verdauung, sei sie extra- oder intracellulär, besteht in einer Umwandlung der Nährstoffe in eine assimilationsfähige Form. Wenn man sich andererseits an den strengen Wortsinn der „Assimilation" hält, so handelt es sich um ständige Ergänzung der, bei den, für die Lebensprozesse notwendigen Energieumwandlungen aufgebrauchten lebenden Bestandteile der Zelle, und zwar durch die betreffenden Zellorgane oder Zellbestandteile selbst. Sobald wir jedoch die so weitgehende morphologische, chemische und biologische Verschiedenartigkeit der einzelnen Zellbestandteile ins Auge fassen, ersehen wir auch, wie schwankend und willkürlich unsere Vorstellungen über den Geltungsbereich des Assimilationsvorganges sein müssen — können wir ja nur in seltenen Fällen mit Sicherheit sagen, ob einem bestimmten Zellbestandteil die Fähigkeit, seine Masse selbst zu vermehren oder auf dem gleichen Niveau zu erhalten, zukommt. Wenn wir somit erfahren, daß z. B. einer Zellteilung, eine bedeutende Zunahme des Chromatins vorangeht, so ist die Annahme einer Assimilationstätigkeit seitens des vorhandenen, welcher somit aus dem zufließenden Nährmaterial etwa durch eine Art Polymerisierung, neue Chromatinmengen erzeugen soll, nur eine der vorliegenden Möglichkeiten, da eine synthetische Bildung des Chromatins auch das Werk von anderen Plasmabestandteilen sein kann.

Wenn wir somit den zu viel präjudizierenden Begriff der Assimilierung lieber vermeiden und an seine Stelle den mehr indifferenten der „Verwertung" der aufgenommenen Nährstoffe setzen, so müßte eine rationelle Lösung der hier entgegentretenden Fragen folgende Kenntnisse zur Voraussetzung haben: 1. es müßten die Endprodukte der intracellulären Verdauung chemisch bekannt oder wenigstens im Zelleibe lokalisierbar sein; 2. es sollte feststellbar sein, welche Zellbestandteile und Organe bei bestimmten Lebensvorgängen stofflich abgenützt werden und welcher Art diese Abnützung oder Materialverbrauch sein kann.

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, wie mangelhaft unsere Kenntnisse all dieser Vorfragen sind; abgesehen davon, daß in der Mehrzahl der Fälle die Verdauung der Nährstoffe bereits extracellulär erfolgt und ihre räumliche Verteilung innerhalb der Zelle uns verborgen bleibt, liefern uns auch die Fälle der intracellulären Verdauung mit wenigen Ausnahmen nur negative Bilder, indem wir gewöhnlich in den Nahrungsvakuolen nur unverdaute oder unverdauliche Residuen antreffen.

Ebensowenig vermögen wir aus dem Studium des Lebens der Zelle im stofflichen Gleichgewichte, eine genaue Vorstellung über die Lokalisation und die Art und Weise des stofflichen Verbrauches

innerhalb der einzelnen Zellorgane bei bestimmten Lebensprozessen zu bilden.

Ein Fingerzeig, wie die der Lösung noch harrenden Fragen in Angriff genommen werden könnten, dürfte vielleicht durch das Studium des Zellhungers und Zellinanition gegeben sein, obwohl die vorliegenden Tatsachen spärlich und so wenig eindeutig sind, daß es sich im besten Falle nur um einen schüchternen Versuch handeln kann. Man kann annehmen, daß diejenigen Teile des Zelleibes, welche bei Inanition zuerst stofflich in Mitleidenschaft gezogen werden, wohl als Hauptbehälter der Nahrungsstoffe funktionieren, daß die anscheinend intakt bleibenden Teile oder Organe vorwiegend Energieerzeuger in dem unten auseinandergesetzten Sinne sind. Wäre die lebende Einheit, z. B. die Zelle, aus durchaus gleichwertigen, mit einer gleichen Lebenspotenz ausgerüsteten Bestandteilen aufgebaut, so müßte im Augenblicke des völligen Schwundes der Nährvorräte auch der Zellentod erfolgen. Die Zelleiche müßte uns dann ein getreues Bild des eigentlich Lebenden in der Zelle geben, die morphologischen Differenzen im Vergleiche zur nahrungsreichen Zelle ohne weiteres auf Konto der Nahrung gesetzt werden. Der Organismus und die Zelle stirbt aber erst, nachdem sie lange Zeit an ihrem eigenen Leibe gezehrt haben und ein Teil des „Lebenden" eingeschmolzen wurde; es ist natürlich ganz widersinnig, von einer Selbstvernichtung eines, als etwas Gleichartiges herausgegriffenen lebenden Zellbestandteiles zu sprechen. Die Tatsache, daß eine Zelle, z. B. ein Infusorium, erst auf einer Inanitionsstufe stirbt, auf welcher das Endoplasma, welches ja sicher auch für „lebend" angesehen werden muß, aufgebraucht ist, spricht vielmehr für verschiedene Potenzen des „Lebens" innerhalb der einzelnen Zellbestandteile. Das Endoplasma konnte natürlich sich selbst nicht verbrauchen, wurde vielmehr, nachdem es in reiner Form, ohne Beimengung von Nährstoffen geblieben ist, von dem lebenszäheren Kern oder einem anderen Zellorgan zersetzt und als Energiequelle benutzt; innerhalb des Kernes wiederholen sich die gleichen Vorgänge, z. B. allmählicher Schwund des Chromatins usw. Die Zelle stirbt schließlich bei einem gewissen, noch recht ansehnlichen, stofflichen Bestande angelangt und dieser ist es eben, welcher für den Lebensprozeß in seiner rudimentärsten Form notwendig ist.

Wenn das Fehlen eines strengen Ueberganges zwischen dem Aufbrauch der Nahrung und Aufzehrung eines Teiles des eigenen Bestandes (was man schon zur Degeneration zurechnen muß), unseren Bestrebungen — der Erforschung der topographischen und morphologischen Verteilung und Beziehungen der Nährstoffe zur „lebenden" Substanz — ein ziemlich frühes Ziel setzt, so sind ja immerhin aus der zeitlichen Reihenfolge der morphologischen Veränderungen in hungernden Zellen mehrere wertvolle Schlüsse erlaubt.

Von besonderem Interesse für unser Problem ist das Studium der Inanition bei einzelligen Organismen, da ja eine eventuell auftretende Aufzehrung eines Zellbestandteiles, z. B. des Endoplasmas, mit Sicherheit auf eine entsprechende Tätigkeit der mehr oder weniger intakten Zellorgane, z. B. der Kerne, zurückgeführt werden kann, bei vielzelligen Organismen dagegen eine bestimmte Zellensorte in toto zum Opfer der Erhaltung eines anderen Gewebes anheimfallen kann. Für Inanitionsversuche an Protozoen eignen sich in hohem Maße die

Infusorien: die Sarkodinen entziehen sich den deletären Wirkungen des Nahrungsmangels durch Encystierung. Es liegen auf diesem Gebiete verschiedene Arbeiten neueren Datums, von WALLENGREN, R. HERTWIG, KASANZEFF vor. Nach den Erfahrungen der zwei letztgenannten Autoren nimmt bei hungernden Paramäcien und Actinosphärien der Kern bedeutend an Volumen auf Kosten des Protoplasmas zu. Nach KASANZEFF wird nicht nur der Makronucleus, sondern auch der sonst so chromatinarme Nebenkern bedeutend chromatinreicher.

Die deutlichsten und frühzeitigsten Veränderungen gehen nach den genauen Untersuchungen von WALLENGREN, im Plasmaleib und namentlich im Endoplasma der hungernden Infusorien vor sich. Als erstes verschwinden die Nahrungseinschlüsse, dann die eigentümlichen im Endoplasma zerstreuten, mit Neutralrot färbbaren Körperchen. Schließlich wird auch das Endoplasma selbst zum großen Teile aufgebraucht, was schon an der sehr bedeutenden Größenabnahme des ganzen Körpers zum Ausdruck kommt. Mit dem Schwinden der Körpersubstanz tritt eine immer mehr zunehmende Vakuolisierung des ganzen Zelleibes hervor, es ist aber eigentümlich, daß auch bei der stärksten Reduktion der Endoplasmasubstanz die typische Strömung derselben, die sog. Cyklose, noch erhalten bleibt. Das Ektoplasma mit seinen Einschlüssen — den Trichocysten und Cilien — wird erst in zweiter Linie, nach dem Aufbrauch des Endoplasmas, in Mitleidenschaft gezogen, indem die durch anliegende Vakuolen entblößten inneren Schichten desselben samt vielen Trichocysten und Cilien von der Cyklose mitgerissen und weggeschwemmt werden. Die Veränderungen am Kerne beginnen erst nach längerem Hungern. In Uebereinstimmung mit den oben erwähnten Autoren, findet auch WALLENGREN als hervorstechendste Erscheinung, eine bedeutende Zunahme von stark chromatischen Elementen, welche anfangs im Kerne zerstreut, sich schließlich zu einem kompakten, stark chromatischen, maulbeerförmigen Kernkörper zusammenfügen, welcher nun bis zum Ende der Hungerperiode, wo die meisten Paramäcien schon zu Grunde gegangen sind, sich unverändert erhält und allen den letzten durchgreifenden Veränderungen im Körper zu widerstehen vermag. Die übrigen Kernteile zerfallen in kleine Bruchstücke und werden wahrscheinlich als Nährmaterial verbraucht.

Am eigentümlichsten ist das Verhalten des Mikronucleus, wie es aus den übereinstimmenden Beobachtungen der oben genannten und mehrerer anderer Autoren hervorgeht. Die Lage- und Formveränderungen desselben stimmen völlig mit denjenigen überein, welche er unter normalen Verhältnissen bei einer bevorstehenden Teilung eingeht. Nach KASANZEFF und HERTWIG scheint es sogar zu häufigen Teilungen zu kommen. Destruktive Veränderungen treten somit, soweit feststellbar, im Mikronucleus überhaupt nicht auf. (Fig. 81.)

Die geschilderten interessanten Tatsachen lassen unserer Ansicht nach, eine sehr weitgehende theoretische Interpretation zu. Wenn man mit WALLENGREN schließen wollte, daß „auch bei der einzelnen Zelle die Inanitionserscheinungen von den unwichtigeren Teilen zu den wichtigeren fortschreiten und die unentbehrlichsten am längsten aushalten“, so wird man zu einer ganz einseitigen Auffassung der vorliegenden Verhältnisse geführt, da ja auch der Mikronukleus „das wichtigste Organoid“ ohne das „am wenigsten wichtige Endoplasma“

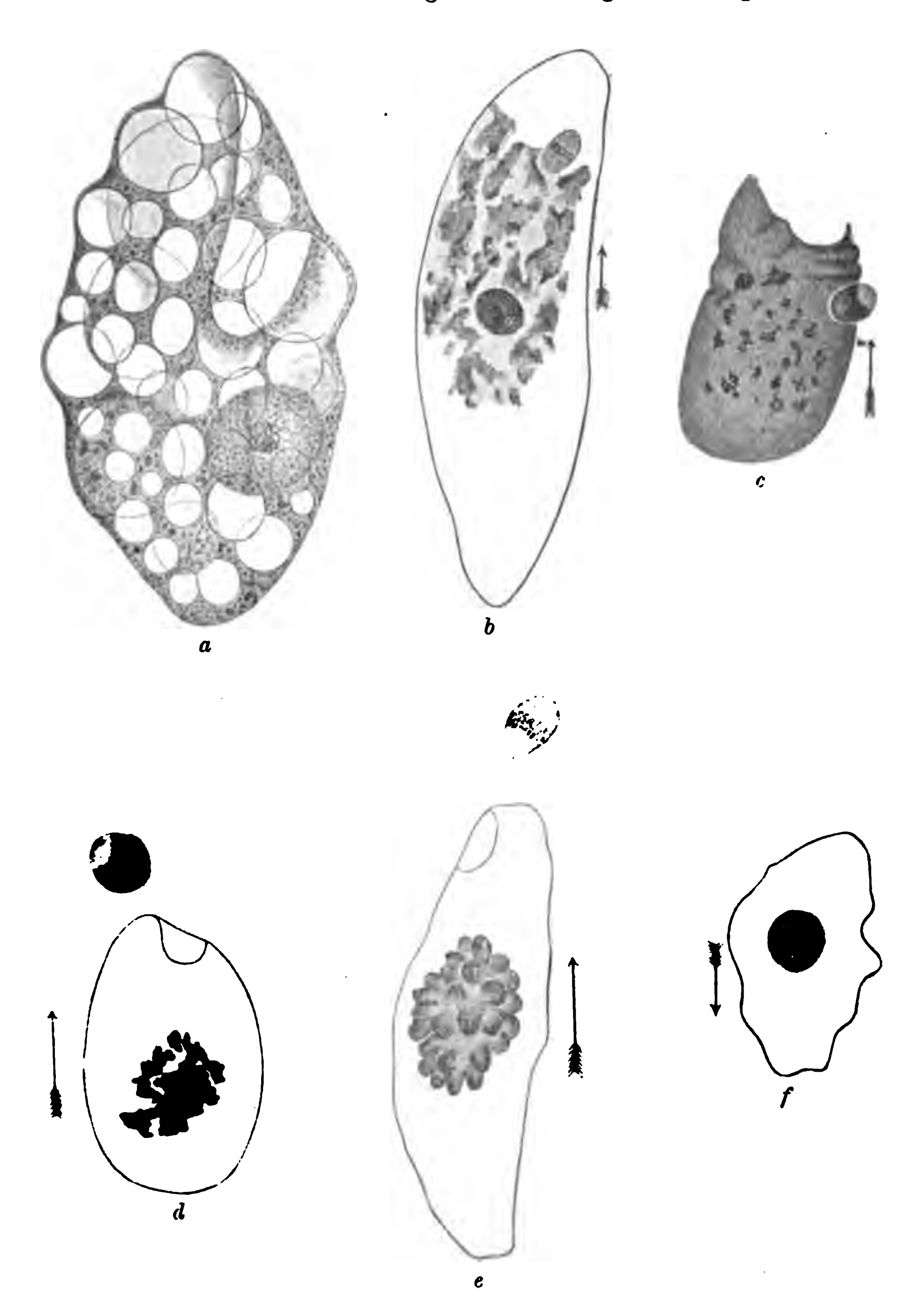


Fig. 81. Inanitionserscheinungen an Paramaecium caudatum.
a und *b* ganze Tiere; *c*—*f* Kerne, in *b* Mikronucleus an das obere Ende der Zelle gewandert, in Vorbereitung zur Mitose.
d, *e* Mikronucleus verläßt den Makronucleus; das Chromatin des letzteren sammelt sich in eine kompakte Masse (*e* und *f*).
Richtung des Vorderendes.
(Nach WALLENGREN '901.)

auf die Dauer nicht existenzfähig ist, schon aus dem Grunde, weil ja der Organismus mit all seinen Eigenschaften, um deren wegen der Mikronucleus existirt, nicht mehr besteht; es müßte billiger Weise gefolgert werden, daß es eben kein mehr oder weniger wichtiges Organ in der Zelle gibt, in welchem die Quintessenz des Lebens ihren Sitz hätte, da ja zur Charakteristik des Lebens ebenso wohl die Erhaltungsfähigkeit, als etwa die spontane Teilung etc. gehört. Es kann nur das eine gefolgert werden, daß das Endoplasma am meisten von Perturbationen in den stofflichen Vorgängen, der Mikronucleus am wenigsten von denselben berührt wird, daß mit anderen Worten, nach der von uns im obigen aufgestellten Unterscheidung, im Endoplasma vorwiegend die chemische Bindung, Speicherung etc. der zur Energieerzeugung bestimmten Stoffe vor sich geht, die so refraktären Kerne und namentlich der Mikronucleus, dagegen vorwiegend, wenn nicht ausschließlich, Energieerzeuger oder Umwandler sind: ist z. B. die Spaltungstätigkeit des Mikronucleus an die Ausscheidung von Fermenten gebunden, die ja notorischer Weise in minimalsten Mengen tätig sind, so ist auch der Stoffverbrauch bei der Tätigkeit des Kernes ein nur ganz verschwindender, es ist daher auch ohne weiteres begreiflich, wieso der Kern viel weniger an Inanition, als das Plasma leidet, usw. Wir glauben somit, daß das Studium der Inanitionserscheinungen uns ein weites Feld in der Erforschung derjenigen Zellorgane eröffnet, welche vorwiegend oder ausschließlich stofflich tätig sind, und solcher, welche als Energieerzeuger oder Umwandler aus den in den ersteren aufgespeicherten und chemisch gebundenen Stoffen — den Namen „dynamische Zellorgane“ verdienen dürften.

Man könnte somit an eine Trennung der Zellorgane in dem Sinne denken, daß die einen die Speicherung von potentieller Energie besorgen (z. B. Endoplasma der Infusorien), die anderen, wie Makro- und Mikronucleus der Infusorien, wahrscheinlich die Zellkerne im allgemeinen, Umwandler der potentieller in kinetische Energie sind.

Die Analyse des Inanitionserscheinungen kann aber noch weiter getrieben werden, und erlaubt dieselbe Arbeitsteilung, welche in Bezug auf den Kern als Ganzes und Cytoplasma durchgeführt wurde, auch innerhalb des Zellkernes selbst aufzudecken.

Nach den Angaben der Protozoenforscher (R. Hertwig, Kasanzeff, Wallengren, S. 146) wird der hungernde Zellkern nicht nur nicht chromatinärmer, sondern eher umgekehrt, hyperchromatisch. Die mit Chromatinfarbstoffen sich färbenden Substanzen nehmen zu und treten zum Teil aus dem Kern in die Zellen aus. Dieselben Erscheinungen konstatieren auch Schmaus und Albrecht bei Nierenepithelien, wobei jedoch unkontrollierbare Degenerationserscheinungen mehr im Spiele, als im ersten Falle sein könnten. Das Volumen der Metazoenkerne nimmt dagegen nach übereinstimmenden Schilderungen von O. Schultze an Tritonlarven und genauen Messungen an Leberkernen von Lukjanow, um ein bedeutendes ab.[1])

Echte degenerative Erscheinungen der Kerne wurden zwar von Lukjanow nicht beobachtet, wohl aber von Statkewitsch.[2])

[1]) Die genaueren Messungen von Lukjanow erstreckten sich auf 18000 Kerne oder auf 36000 Diameter (jeder Kern in zwei Durchmessern gemessen). Bei einem Totalgewichtsverlust des Körpers (weiße Ratten) um 29,4 % betrug die Volumenabnahme der Zellkerne der Leber 44,4 %.

[2]) Anm. bei der Korrektur. Die wichtigen Untersuchungen R. Hertwig's über

Die Tragweite der Schlußfolgerungen aus diesen Betrachtungen über das Verhalten des Kernchromatins wird allerdings durch den Umstand um vieles eingeschränkt, daß das Chromatin ja kein chemischer Begriff ist und die Färbbarkeit allein für die Beurteilung eines Stoffes nicht maßgebend sein kann. Es sind hier die Untersuchungen von KOSSEL, NEMSER u. A. ausschlaggebend, welche den Beweis erbringen, daß obwohl auch das Nuklein bei Inanition an Menge absolut abnimmt, eine ziemlich bedeutende relative Zunahme desselben (+ 14,4 % bis + 19,7 %) je nach den Organen nachweisbar ist. Wenn man diese Angaben mit den Zahlen von LUKJANOW in Beziehung setzt, (s. o.) so ist wohl der Schluß von NEMSER als berechtigt zu betrachten, daß die Inanitionserscheinungen der Kerne viel weniger auf die Abnahme der Nucleine, als der anderen Stoffe (hauptsächlich wohl des nucleinarmen oder freien Kernsaftes) zurückzuführen sind.[1])

Es dürfte aus der Summe der vorliegenden Beobachtungen der Schluß somit berechtigt erscheinen, daß das Nuklein (wohl der Hauptbestandteil des Chromatins) ohne nennenswerten Stoffverbrauch existiert und funktioniert, somit hauptsächlich nach der im obigen vorgeschlagenen Nomenklatur ein vorwiegend „dynamisches Organ“ der Zelle ist, was ja sehr gut mit seinen allgemein angenommenen Beziehungen zu den Vererbungseigenschaften der Zelle übereinstimmt.[2])

Die Auffassung des Kernes, als eines „dynamischen“ Organes ist selbstverständlich nur in dem präzisen, wohldefinierbaren Sinne aufzufassen, wie er sich aus dem Studium der Inanitionserscheinungen der Zelle ergeben hat; es wäre durchaus nicht angebracht, die älteren, zu allgemeinen und inhaltsleeren Vorstellungen über die Bedeutung des Kernes auf Grund der merotomischen Versuche, wie sie in treffender Weise schon im Jahre 1891 von VERWORN zurückgewiesen wurden, wiederum aufzufrischen; es ist gewiß dem genannten Forscher als großes Verdienst anzurechnen, daß er aus den interessanten Ergebnissen der zahlreichen experimentellen Arbeiten der 80er Jahre zu denen er selbst wesentlich beitrug, die richtige prinzipielle Konsequenz, die wichtige, ja maßgebende Beteiligung des Kernes am Stoffwechsel der Zelle gefolgert hat.

Abgesehen von den älteren Beobachtungen von K. BRANDT am Actinosphaerium und SCHULTZ an Siphonocladiaceen[3]) waren es vor allem NUSSBAUM und GRUBER, welche durch systematische künstliche Teilungsversuche verschiedener Infusorien den Nachweis erbrachten, daß nur die kernhaltigen Bruchstücke der einzelligen Organismen regenerations- und lebensfähig bleiben, die kernlosen höchstens ein paar Tage ihre Bewegungsfähigkeit erhalten, dann aber zu Grunde gehen. Zu

---

physiologische Degeneration des Aktinosphärium und über Wechselwirkung von Kern und Plasma lagen mir bei Abfassung dieses Teiles nur zum Teil und in vorläufigen Mitteilungen vor.

[1]) Es könnte sich noch außerdem um Abspaltung einzelner Eiweiß- resp. Kohlenhydratgruppen aus dem komplexen Nukleoproteidmolekül handeln, in welchem das Nuklein auftritt (NEMSER).

[2]) Von großem Interesse sind die Ermittlungen von LUKJANOW in Bezug auf die Ernährung des Kernes selbst. Bei gewählter Fütterung weißer Ratten allein mit Speck, Eiweiß oder Kohlenhydraten, erwies sich, daß die völlige Entziehung des ersteren, in den Kernen dieselben Erscheinungen wie die volle Inanition erzeugt, weniger ausgesprochen war die Entziehung des Eiweißes, gar nicht empfindlich die der Kohlenhydrate. Es erhellt daraus die spezielle Bedeutung der Fette für die Ernährung der Kerne. Vgl. auch die Bilder von BAMBECKE (Fig. 28, S. 56) und ALBRECHT (S. 20).

[3]) Zitiert n. VERWORN (1891).

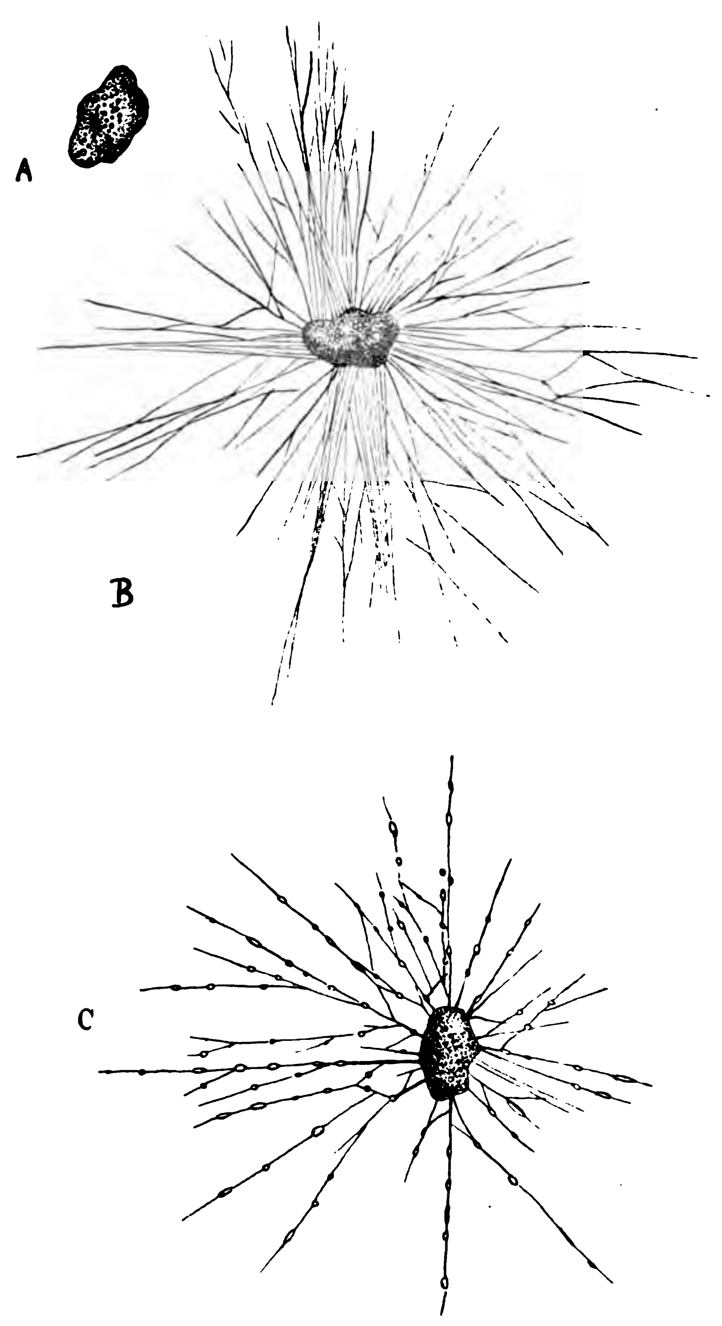


Fig. 82. Kernloses Plasmastück eines Orbitholites.
A Zustand nach der Abtrennung.
B Maximale Expansion der Pseudopodien.
C Beginnende Degeneration der Pseudopodien (tropfiger Zerfall).
(Nach Verworn '91.)

gleichen Ergebnissen gelangten auch BALBIANI und VERWORN, welche namentlich den Charakter der Bewegung der kernlosen Stücke der Infusorien näher prüften. B. HOFER untersuchte dann in eingehender Weise das Verhalten der Teilstücke von Amoeba proteus; er fand, daß das Teilstück welches keine kontraktile Vakuole mitbekam, gleichgültig ob kernhaltig oder kernlos, dieselbe restituierte. Das kernlose Stück zeigte eine bedeutende Verlangsamung der Pseudopodienbewegung, und namentlich den Verlust der Fähigkeit, den klebrigen Stoff zum Festhaften an der Unterlage auszuscheiden. Die Verdauung in den kernlosen Stücken ging in unvollständiger Weise vor sich, indem die Nahrungsstücke zwar angedaut aber nicht ganz verdaut wurden. Die maximale Lebensdauer der kernlosen Stücke betrug 10—13 Tage.

VERWORN's interessante Versuche an großen Rhizopoden, namentlich an Thalassicolen und Orbitolites complanatus, zeigten schließlich in besonders überzeugender Weise, daß die Bedeutung des Kernes für den Bestand der Zelle ausschließlich auf stofflichem Gebiete zu suchen ist, und eine Auffassung desselben als eines „Lebenscentrums" bei ihrer Allgemeinheit, nichtssagend ist; es zeigte sich in der Tat, daß die kernlosen Stücke der genannten Organismen einer ganz normalen und ungemein ausgiebigen Pseudopodienbildung fähig sind und erst allmählich Degenerationserscheinungen mit Einziehung der Pseudopodien, centripetaler Protoplasmaströmung und charakteristische Bildung von Kügelchen und Tröpfchen zeigen (Fig. 82).

Aehnliche Versuche, welche an pflanzlichen Objekten angestellt wurden, ergaben die Unentbehrlichkeit des Kernes, namentlich für die Bildung der Cellulosemembran um die einzelnen, durch Plasmolyse voneinander getrennten Plasmateile (KLEBS an Zynema oder Spyrogyra). Im Gegensatz zu KLEBS fand allerdings PALLA, daß an den Zellen der schnell wachsenden Wurzelhaare einiger Phanerogamen, auch die kernlosen Stücke zur Neubildung einer Cellulosemembran befähigt bleiben. Von hohem Interesse sind nun auch die Feststellungen von TOWNSEND, nach welchen schon ganz feine plasmatische Verbindungen zwischen den kernhaltigen und kernlosen Plasmabezirken der Zellen der Cucurbitahaare genügen, um letzteren die Fähigkeit der Cellulosebildung zu erhalten (Fig. 83).

Sehr wichtig sind die Ermittelungen von KLEBS betreffend die Stärkebildung und Verbrauch an kernlosen Teilstücken der Spyrogyra. Die Stärke wird im Dunkeln vollständig verbraucht und, was besonders wichtig erscheint, bei Anwesenheit eines nur kleinen Stückchens des Chlorophyllbandes im Teilstück, im Lichte wieder in reichlichem Maße ausgebildet.

Es dürfte wohl aus den angeführten Versuchen als sicher feststehend betrachtet werden, daß, an „kernlosen Protoplasmamassen entweder sofort oder kurze Zeit nach der Entfernung des Kernes gewisse Stoffwechselvorgänge ausfallen, daß gewisse Stoffe nicht mehr verbraucht und gewisse nicht mehr produziert werden, obwohl das Protoplasma noch längere Zeit weiterlebt" (VERWORN).

Wenn wir nun aber auf Grund einer allgemeinen Einsicht in die Verteilung der stofflichen Tätigkeit auf die zwei Hauptorgane der Zelle, Kern und Cytoplasma, uns eine speziellere Vorstellung über das stoffliche Getriebe der Zelle in seinen zwei Hauptetappen, Aufbau- und Abbautätigkeit (Assimilierung und Dissimilierung) zu bilden versuchen, so stehen wir in den allerersten Anfängen unserer Kenntnis.

Wohl ist uns eine ziemlich gründliche Einsicht in die rein chemische Seite, namentlich der Abbautätigkeit der Zelle, sogar ihrer Einzelorgane gegeben; wir sind z. B. ziemlich genau über die Zerfallprodukte der Nucleoproteide, Eiweiße, Kohlenhydrate usw. orientiert; es kann jedoch vorläufig kaum daran gedacht werden, die biologischen Korrelate für die einzelnen chemischen Prozesse aufzustellen; wir kommen über die ganz allgemeine Feststellung des Freiwerdens chemischer Energie bei jedem Spaltungsvorgange und ihrer Umwandlung in die bei den

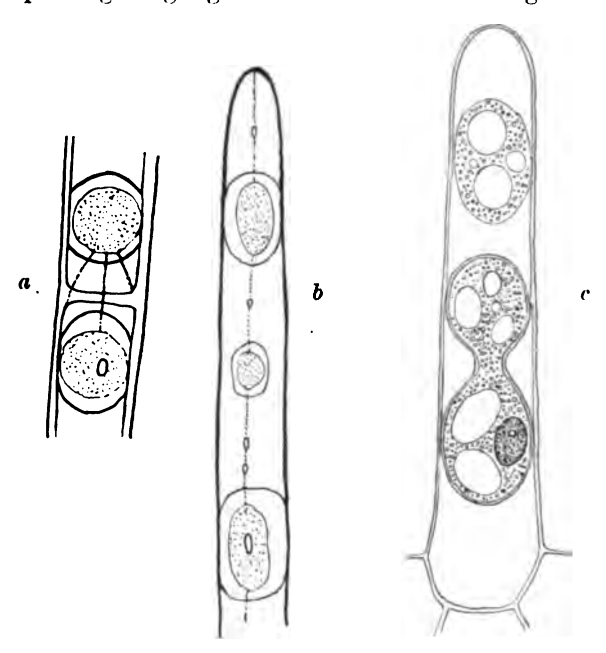


Fig. 83. Verhalten der kernhaltigen und kernlosen Plasmafragmente von plasmolysierten Zellen.
a und *b* schmale verbindende Plasmabrücken genügen um Membranbildung an kernlosen Stücken zu veranlassen.
c ein völlig isoliertes kernloses Plasmastück bleibt membranlos.
a Staubhaar von Cucurbita.
b Wurzelhaar von Marchantia.
c Wurzelhaar von Cucurbita.
(*a* und *b* nach Townsend '97, *c* nach Pfeffer '97.)

Lebensprozessen tätigen, uns unbekannten Energiearten nicht hinaus. Ebenso wie das biologische Korrelat der chemischen Umsätze bleibt uns mit verschwindenden Ausnahmen, auch das morphologische Substrat derselben verschlossen. Die große Klasse der Drüsenzellen und die Ganglienzellen sind die einzigen Zellarten, denen man, zum Teil wenigstens, die Morphologie und Chemismus ihrer Tätigkeit und Ruhe ablesen kann.

Von größtem allseitigem Interesse sind nun die Erscheinungen des Zusammenhanges der Tätigkeitszustände der Nervenzellen mit dem nachweisbaren Wechsel ihrer Struktur und zum Teil ihres Chemismus.

Die zahlreichen diesbezüglichen Beobachtungen gehen zum Teil von künstlicher, anhaltender faradischer Reizung der zu bestimmten

Ganglienzellen gehörenden Nervenstämme, zum anderen von der Beobachtung der Strukturunterschiede bei physiologischer Tätigkeit des Organismus, großer Ermüdung usw. aus. Wenn wir die Ergebnisse der zahlreichen Untersuchungen von HODGE, LUGARO, MANN, NISSL, v. GEHUCHTEN, PUGNAT und HOLMGREN mit den zwei letztgenannten Autoren zusammenzustellen versuchen, so kann man folgende Tatsachen als sichergestellt betrachten:

„1. Der morphologische Ausdruck der Arbeit der Nervenzellen besteht in einer Volumvergrößerung des Zelleibes und des Kernes, in einer Verkleinerung und diffuser Verteilung der Tigroidsubstanz und in einer Verschiebung des Kernes gegen die Peripherie der Zelle.

2. Die Erschöpfung manifestiert sich durch eine Volumverkleinerung des Zelleibes und des Kernes; bei dem letzteren mitunter auch in Verbindung mit Unregelmäßigkeit der Gestalt. Die Tigroidsubstanz wird noch mehr verkleinert.

3. Die Tigroidsubstanz wird in der Ruhe und in den ersten Phasen der Zellentätigkeit successive vermehrt“ (HOLMGREN und PUGNAT 1899).

Diese anscheinend völlig gesicherten Tatsachen gewinnen eine eminente Wichtigkeit, aber mahnen auch gleichzeitig zur vorsichtigen Beurteilung, wenn wir die chemische Beschaffenheit der NISSL'schen Schollen, sowie des Kernes der Ganglienzellen in Betracht ziehen. Das färberische Verhalten der NISSL'schen Granulationen, welches mit demjenigen des Chromatins übereinstimmt und noch mehr ihr Verhalten dem künstlichen Magensaft, den Alkalien und Säuren gegenüber, ließ schon die früheren Untersucher, namentlich HELD, EVE, BÜHLER, ihre nahen Beziehungen zum Nukleoproteiden resp. zum Chromatin erkennen; die sorgfältige mikrochemische Analyse von SCOTT, welcher in denselben „maskiertes“ Eisen und organisch gebundenen Phosphor nachwies, bestätigten in vollem Maße diese früheren Resultate. Das chromatische Kerngerüst der Ganglienzellen besteht dagegen, wie bereits von M. HEIDENHAIN, LENHOSSEK u. m. A. hervorgehoben wurde, fast ausschließlich aus Oxychromatin, welches übrigens nach SCOTT ebenfalls nukleinhaltig ist; auch der stark chromatische große Nukleolus der Ganglienzelle besitzt nach SCOTT ein oxychromatisches Centrum und einen basichromatischen Ueberzug. Es ist von hohem Interesse, daß in den Zellen welchen die NISSL'schen Schollen im Zellkörper fehlen (Urodelen), das Chromatin in den Kernen in einer für die übrigen Gewebszellen typischen Menge vorhanden ist (SCOTT). Wenn man noch die Genese der NISSL'schen Schollen im Neuroblast mit verfolgt (Fig. 84), so muß man wohl SCOTT beistimmen, daß das gesamte Chromatin der Ganglienzellen in den NISSL'schen Schollen lokalisiert ist, und daß dasselbe während der Histogenese der Zelle aus dem Kern in das Cytoplasma herausdiffundiert.



Fig. 84. Neuroblasten von Schweinsembryonen. 3 Entwicklungsstadien. Uebertritt des Basichromatins aus dem Kern in das Cytoplasma. Basichromatin schwarz, Oxychromatin hellgrau. (Nach SCOTT '900.)

Es erscheint nun von ganz hervorragendem Interesse, dies Verhalten und die Modifikationen dieser Chromatin- resp. Nukleinmassen im Cytoplasma während der Ruhe und Tätigkeit und bei Inanition, mit denjenigen Prozessen zusammenzustellen, welche uns in den Kernen verschiedener Protozoen bereits entgegentraten und uns bei der Schilderung der sekretorischen Tätigkeit noch beschäftigen werden.

Als allgemeines Charakteristikum der Inanitionserscheinungen ergab sich, wie eben gezeigt wurde, eine auffallende Stabilität der chromatischen Bestandteile des Zellkerns; man konnte sogar be-

haupten, die Nukleine nähmen beim Hungern nicht ab, würden jedenfalls nicht als Nährquelle für die Zelle in Betracht kommen.[1]) Es kamen andererseits die Erfahrungen über das Verhalten kernloser Stücke hinzu, welche in Beziehung zu den Erscheinungen der Inanition gebracht, für das Chromatin eine Art dynamische, fermentative Tätigkeit im Zelleibe mit großer Wahrscheinlichkeit vermuten ließ.

Es liegt gewiß Berechtigung genug vor, die merkwürdige Tatsache des Vikarierens der Nukleoproteide der NISSL'schen Granulationen für das Chromatin des Kernes in den Ganglienzellen und der typischen Veränderung der chromatischen Substanz in Ruhe und Tätigkeit im ähnlichen Sinne einer wesentlich fermentativen Tätigkeit zu verwerten. Wenn wir nun noch die Erscheinung der diffusen Verteilung und Auflösung der NISSL'schen Substanz — der Tigrolyse — mit ganz analogen Vorgängen im Kern vieler Drüsenzellen bei Fermentbereitung vergleichen, so scheint unsere Vorstellungsweise eine neue Stütze zu gewinnen.[2])



Fig. 85. Kern einer spinalen Nervenzelle von Lophius. Einbuchtungen und teilweiser Schwund des Kernmembran; Anhäufung von basophiler Substanz, welche Spuren einer strahligen Anordnung um eine Sphäre zeigt. Im Cytoplasma NISSL'sche Granulationen zerstreut. Im Kern großer Nucleolus und oxychromatisches Gerüst.
(Nach HOLMGREN '900.)

Es wäre nun ganz verkehrt, das analoge Verhalten der Chromatinsubstanzen wie es in drei so verschiedenen Zellkategorien, wie Protisten, Ganglienzellen und Drüsenzellen der Metazoen, nachweisbar, in den anderen wahrscheinlich ist, etwa in dem Sinne zu verwerten, daß man in das Chromatin die Haupttriebfeder jeder Zelltätigkeit überhaupt verlegt und eine Art Zellenseele daraus konstruiert. Es dürfte wohl das einzig Berechtigte sein, in umgekehrter Weise zu verfahren und dem, den verschiedensten Zellenarten ge-

---

[1]) Was ja in Anbetracht der relativen Stabilität des Nukleinmoleküls leicht verständlich erscheinen dürfte.

[2]) Es wird allerdings unter dieser Voraussetzung mehr als fraglich werden müssen, ob ein tatsächlicher Verlust an „Tigroidsubstanz" eintritt, wie es die neuesten Autoren anzunehmen scheinen. Es liegt unseres Erachtens gar keine Berechtigung zu dieser Annahme vor: es ist fast selbstverständlich, daß durch eine diffuse Verteilung im Cytoplasma, die basophile Reaktion der NISSL'schen Substanz völlig oder zum Teil verschwindet, die letztere sich somit einem Nachweise entziehen kann, wie es ja übrigens bei verschiedenen Behandlungsweisen für die NISSL'schen Schollen direkt nachweisbar ist. Irgendwelche zwingende Beweise für einen Neubildungsvorgang der chromatischen Substanz nach der Erholung der Zelle liegen nicht vor. Es zeigt vor allem der Kern auf keinem Stadium eine Zunahme an Basichromatin, wohl aber an Oxychromatin (HOLMGREN). Die Bilder, welche von letztgenanntem Autor zugunsten eines diffusionellen Uebertrittes des Chromatins aus dem Kern in das Cytoplasma angeführt werden, sind durchaus nicht überzeugend (Fig. 85), da die Hilfsannahme eines Ueberganges des Oxychromatins in das Basichromatin dabei unumgängig ist, auch können solche Bilder eine prinzipielle Geltung, namentlich bei Tieren mit sehr regem Stoffwechsel, wie HOLMGREN selbst zugibt, nicht beanspruchen. Wir glauben daher uns der Ansicht von SCOTT anschließen zu müssen. welcher im wesentlichen einen einmaligen bei der Ausbildung der Neuroblasten erfolgenden Austritt des Chromatins aus dem Kerne annimmt.

meinsamen Elemente auch eine, keiner Zellenart fehlende und für alle wohl identische Funktion beizumessen. Diese wird aber jedenfalls in den, allem Protoplasma gemeinsamen Vorgängen der assimilatorischen, resp. dissimilatorischen Tätigkeit zu suchen sein, für welche, wie im nächsten Abschnitte des näheren ausgeführt wird, die Nukleine vermöge ihrer chemischen Eigenschaften besonders geeignet zu sein scheinen.

C. Chemische Grundlage der stofflichen Umsätze in der Zelle.

Wenn uns das Studium der Inanitionserscheinungen der Zelle und Versuche mit Merotomie, einen gewissen Einblick in die Lokalisation der stofflichen Umsätze in der Zelle gewährten und uns zum Teil an eine gewisse katalytische Tätigkeit des Kernes, namentlich des Chromatins desselben denken ließen, so blieb uns eine genauere Einsicht in die Art des bei der Kerntätigkeit obwaltenden Chemismus vorläufig verborgen.

Die im allgemeinen recht spärlichen Kenntnisse der Zell- und namentlich der Kernchemie, eröffnen uns schon jetzt gewisse Ausblicke auf diese wichtigen, zum größten Teil noch rätselhaften Fragen.[1])

Die chemische Erforschung der Zelle hat es mit zwei Problemen zu tun; es muß vor allem eine möglichst vollständige chemische Charakteristik der die Zelle zusammensetzenden Stoffe angestrebt werden und dann namentlich ihre „primäre“ oder „sekundäre“ Bedeutung für die Zelle mit Sicherheit erkannt werden.[2])

Vorausgesetzt nun, daß diese in Bezug auf die Zelle als „elementar“ aufzufassende Analyse in erschöpfender Weise durchgeführt würde und auch die Präexistenz sämtlicher zur Darstellung gelangten Stoffe in der lebenden Zelle gesichert sein sollte, so bliebe die zweite, biologisch viel wichtigere Aufgabe der Lokalisation und räumlichen Verteilung der untersuchten Stoffe auf die einzelnen Zellorgane und Bestandteile, noch gänzlich unberührt. Es ergibt sich jedoch von selbst, daß eine rationelle biologische Verwertung der aufgedeckten rein chemischen Tatsachen nur von dieser Etappe unserer Kenntnis datieren kann. Es wird uns daher nicht überraschen dürfen, wenn die Biologen im Verein mit den Chemikern an die Lösung der zweiten Aufgabe herangehen, unbeachtet der spärlichen Ergebnisse der elementaren Untersuchung des chemischen Aufbaues der Zelle. Die Schwierigkeiten der mikrochemischen Methoden und die Unsicherheit

---

[1]) Wie bereits in der Vorrede hervorgehoben wurde, gehört eine systematische Schilderung der Plasma- und Kernchemie nicht in den Rahmen dieses Buches: nur insofern die heutigen chemischen Kenntnisse uns bereits eine biologische Verwertung gestatten, d. h. nicht nur als Rohmaterial vorliegen, sondern als Grundlage für das Eindringen in die Lebensprozesse der Zelle gelten dürfen, können dieselben in unsere Betrachtung mithineinbezogen werden; es wird sich hier ganz vorwiegend um die so eifrig gepflegte Kernchemie handeln müssen.

[2]) Als „primär“ bezeichnet Kossel diejenigen Stoffe, welche keiner entwicklungsfähigen Zelle zu fehlen scheinen; „sekundär“ wären demnach Stoffe, deren Vorkommen nicht zur unbedingten Notwendigkeit für die Zelle gehört.

der Basis dieser Untersuchungen bringt es jedoch mit sich, daß den meisten Ergebnissen derselben an Sicherheit gebricht und unbewiesene oder unbeweisbare Annahmen mit gesicherten Tatsachen verwoben sind.

Die bis jetzt sehr spärlichen Versuche, größere Mengen rein protoplasmatischer Zellen[1]) zu analysieren, ergaben vor allem das konstante Vorkommen verschiedener Eiweißarten in denselben. Eiweißstoffe im eigentlichen, rein chemischen Sinne des Begriffes, scheinen allerdings innerhalb des Plasmas eine ganz untergeordnete Rolle zu spielen und vorwiegend als Nährmaterial der Zelle, als Zerfallsprodukte oder Produkte der Zelltätigkeit derselben aufzutreten. Den vorwiegendsten Bestandteil derselben bilden jedenfalls Globuline. Die Hauptmasse der Proteinsubstanzen der Zelle scheint vielmehr aus mehr zusammengesetzten, hauptsächlich phosphorhaltigen Proteiden zu bestehen (Hammarsten, A. Schmidt, Lilienfeld), deren eine größere Menge bereits dargestellt oder wenigstens untersucht wurde.

So ergab z. B. nach J. Reinke eine Analyse größerer Mengen von Aethalium septicum (in welchem die Kernmasse im Vergleich zur Plasmamasse sehr gering ist) folgende organische Bestandteile: Phosphorproteide 40 Proz., Eiweiß und Fermente 15 Proz., Kohlenhydrate 12 Proz., Fette 12 Proz., Cholestearin 2 Proz., kleine Mengen Nukleine, Lecithin usw. Diese Werte können allerdings, wie namentlich von Kossel hervorgehoben wurde, keinen Anspruch auf allgemeine Geltung machen. Die 40 Proz. der Gesamttrockensubstanz ausmachenden Phosphorproteide sollen nach J. Reinke und Zacharias in bei weitem überwiegender Menge aus einer eigentümlichen Proteinsubstanz, dem „Plastin", bestehen. Durch einen geringen N-Gehalt (12 Proz.) und Gehalt an P soll das Plastin von den anderen Eiweißstoffen abweichen und den Nukleinen nahe kommen, jedoch durch schwerere Löslichkeit in Säuren und Alkalien von demselben unterschieden sein; auch von Pepsinsalzsäure soll es nicht angegriffen werden. Die Analysen von Hoppe-Seyler ergaben als ständigen Bestandteil aller Protoplasmaarten das Vitellin, welches wohl als zu Nucleoalbuminen gehörend betrachtet werden muß.

Es kommen nun als ganz hervorragende Bestandteile der Zellen verschiedene, sich durch sehr verschiedenen P-Gehalt unterscheidende Nucleoproteide, wie z. B. Gewebsfibrinogen (Wooldredge), Nucleohiston (Kossel u. Lilienfeld), Cytoglobin und Präglobulin (Alex. Schmidt).

Die Nukleine wurden von Miescher zuerst an Eiterkörperchen, dann im Lachssperma entdeckt und durch weitere Arbeiten dieses Forschers und namentlich Kossels u. A. des näheren untersucht. Ihre vornehmste, fast ausschließliche Lokalisation auf den Zellkern läßt sich durch Verdauungsversuche mit Sicherheit nachweisen und eröffnet uns dadurch in Verbindung mit den färberischen Reaktionen derselben, die Möglichkeit, im Gegensatze zu den meisten anderen chemischen Zellbestandteilen, ihr Studium in ziemlich ausgedehntem Maße auch auf mikroskopischem Wege in Angriff zu nehmen.

Die Nukleine lassen sich aus den Nucleoproteiden, als welche sie

---

[1]) Es wurden darunter solche Zellen verstanden, welche von chemisch und morphologisch stabilen Differenzierungen, wie Muskel- oder Nervenfibrillen usw. frei sind; es kommt hier hauptsächlich amöboides Plasma (J. Reinke) oder lymphoides Gewebe — Eiter, Thymus — (Kossel) in Betracht.

meistens vorkommen, durch peptische Verdauung von dem peptonisierten Eiweiß trennen; durch Behandlung mit Säueren spalten die Nukleine ihrerseits Eiweißkörper (Albumine u. a.) und Nukleinsäuren ab (ALTMANN).

Die Nukleinsäuren geben nun schließlich unter Behandlung mit Mineralsäuren, — Phosphorsäure und verschiedene Nukleinbasen, wie Xantin, Hypoxantin (Sarcin), Guanin, Adenin (auch Kohlenhydrate). Die Nukleinsäure kann wiederum aus einer saueren Lösung durch Eiweiß gefällt werden, wobei Nuklein entsteht.

Die Nukleine der verschiedenen Organe weisen nach den Untersuchungen von KOSSEL, LILIENFELD, MATHEWS u. A. eine sehr verschiedene Zusammensetzung auf, indem die Nukleinsäure an verschiedene, nicht Eiweißkörper, wie Histone, Protamine oder ihre Modifikationen gebunden erscheint.

Eine Reihe von sog. Nucleoalbuminen, welche vorwiegend im Zellplasma vorkommen, enthalten schließlich nur Pseudonukleine (Paranukleine), indem nach KOSSEL's Untersuchungen, bei ihrer Zersetzung keine Nukleinbasen, sondern nur Phosphorsäure abgespalten werden kann.

Die chemische Analyse der kern- und chromatinreichen Gewebe ergab mit ziemlicher Sicherheit, daß der histologische Begriff des „Chromatins“ sich mehr oder weniger, wenn auch durchaus nicht vollständig, mit dem chemischen Begriff der Nukleine deckt (s. u.); freie Nukleinsäure kommt im Gegensatze zur Annahme von ALTMANN und HALLIBURTON, im Chromatin nicht vor.

Es kann, nach dem heutigen Stand unseres Wissens, mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden, daß die eigentlichen Nukleoproteide (echtes Nuklein enthaltende Verbindungen), im allgemeinen im Zellkern lokalisiert sind, daß dagegen die phosphorhaltigen, fälschlich genannten „Nukleoalbumine“ (nur Pseudonukleine enthaltend) vorwiegend auf das Cytoplasma beschränkt bleiben.

Ob diese Regel als eine ausnahmslose angesehen werden darf, ist allerdings sehr zweifelhaft; wir haben einerseits die nahe Verwandtschaft der NISSL'schen Körper zum Chromatin (d. h. Nukleoprodeiden) kennen gelernt, und werden uns auch zu überzeugen haben, daß die Beteiligung des Kernes an der Sekretbereitung, ein partielles Austreten von Nukleoproteiden aus dem Kerne nicht unwahrscheinlich erscheinen läßt (vgl. auch HERTWIG's Hypothese, s. u. S. 162). Für die große Mehrzahl der Zellen muß allerdings die strenge räumliche Scheidung der beiden Klassen von Phosphorproteiden aufrecht erhalten bleiben und eine Identifizierung der echten Nukleoproteide (resp. Chromatine) im Cytoplasma auf Grund färberischer Erfahrungen, als völlig ungenügend betrachtet werden.

Es lag nun für die Histologen der Gedanke nahe, sich der mikrochemischen Reaktionen der Nukleine zu bemächtigen um ihre weiteren Schicksale und Beziehungen im Zelleibe unter dem Mikroskope zu verfolgen. Es wurde auch von einer Anzahl Forscher, namentlich MALFATTI, LILIENFELD, M. HEIDENHAIN, PAUL MAYER, in sehr scharfsinniger und weitgehender Weise der Versuch durchgeführt, für diese Zwecke die färberischen Reaktionen der Nukleine anzuwenden; MALFATTI und LILIENFELD machten auf die verschiedene Färbbarkeit der Albumine und der Nukleinsäuren aufmerksam; erstere nehmen „saure“ letztere „basische“ Anilinfarben auf. Bei Herstellung ver-

schiedener künstlicher Nukleine durch Zusammenbringen der beiden Komponenten in verschiedenen Mengenverhältnissen, ist es LILIENFELD gelungen, alle Abstufungen der Farbenuancen an denselben zu erzeugen. Wenn man nach LILIENFELD die Reihe: Albumin, Nucleohiston, Nuklein und Nukleinsäure mit einem Gemisch des saueren Fuchsins und basischen Methylgrüns behandelt, so erhält man die allmählichen Uebergänge von Rot (Albumin) zu reinem Grün (Nukleinsäure).

LILIENFELD sah sich nun zum Schlusse berechtigt, diese Färbungsversuche auf die mikrochemische Analyse der Zelle zu übertragen und namentlich den Gehalt derselben an Nukleinsäuren danach zu beurteilen. M. HEIDENHAIN suchte die MALFATTI'schen Befunde in Bezug auf die Zellkerne der Leukocyten zu verwerten: indem sich sowohl der Zellleib mit dem Centrosoma und Strahlen, als auch ein Teil des Zellkernes, namentlich die in das Liningerüst eingestreuten Körnelungen des Kernsaftes rot färben, die Kernschleifen resp. das Chromatingerüst dagegen intensiv grün erscheinen, unterscheidet HEIDENHAIN im Kern das Basichromatin (das Chromatin der Mitosen) von dem Oxychromatin oder dem Lanthanin. Der verschiedene Phosphorgehalt der beiden soll für ihre Färbungsreaktion maßgebend sein; „die Basi- und Oxychromatine dürften durchaus nicht als für die Dauer unveränderliche Körper aufgefaßt werden, sondern durch Aufnahme und Abgabe von Phosphor könnte eventuell auch die Färbbarkeit sich ändern".

HEIDENHAIN macht im ferneren auf den interessanten Wechsel in der Basichromatie des ruhenden im Vergleich zum karyokinetischen Kern aufmerksam: eine Beobachtung, welche von den späteren Forschern (BÜHLER u. A.) ungezählte Male bestätigt wurde, zeigt, daß die Kerne, welche sich in der Regel nicht mehr mitotisch teilen (z. B. in den Ganglienzellen) viel reicher an Oxychromatin, als an Basichromatin sind, daß dagegen die Chromosomen der karyokinetischen Figur in besonders hohem Maße basichromatisch sind.

Obwohl die Basophilie der stark nukleinhaltigen Zellbestandteile und namentlich des Chromatins, nicht angezweifelt werden kann, so kann trotzdem die färberische Reaktion, wie bereits oben hervorgehoben wurde, für eine wirklich strenge Diagnose eines Nukleins, geschweige denn des Chromatins, durchaus nicht als ausreichend anerkannt werden: es stellen sich der Identifizierung sowohl Bedenken chemischer Art (vgl. MATHEWS S. 163) als auch bezüglich der chemischen Theorie der Färbung überhaupt entgegen (A. FISCHER). Es erscheint daher durchaus unzulässig, auf Grund färberischer Versuche Chromatinbestandteile in den Zellen zu diagnostizieren, da, wo eine wirkliche chemische oder biologische Nachprüfung ausgeschlossen erscheint; das Nichteinhalten dieses Postulates beraubt daher manche interessante Hypothese (z. B. HERTWIG, Chromidien und ihr Verhältnis zum Kern S. 163, BÜTSCHLI's Kernäquivalente bei Cyanophyceen s. u. S. 159 ff.) über das Vorkommen der Chromatinsubstanzen im Cytoplasma und namentlich über die Beteiligung der Kernbestandteile an der stofflichen Tätigkeit der Zelle (Sekretionsvorgänge vgl. Kap. V) jeder sicheren Grundlage[1]). Das schließt allerdings nicht aus, daß manche Beobach-

[1]) Anm. bei der Korrektur. Es muß allerdings hervorgehoben werden, daß eine derartig lückenlose Beobachtungsserie, wie es die neueren Beobachtungen R. HERTWIG's am Actinosphärium liefern (Festschrift f. HÄCKEL '904) eine fast unerschütterliche Sicherung der Identifizierung der fraglichen Substanzen (seiner Chromidien) als Chromatin bedeutet.

tungen über die Zunahme der Chromatizität des Kernes aus verschiedenen Gründen, z. B. der typischen Konfigurationen der basophil gefärbten Stränge im Kern (vgl. z. B. HUIE Kap. VII A) einen sehr hohen Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen dürfen.

Eine viel sicherere Handhabe zur Identifizierung des Chromatins, scheinen die Verknüpfungen der Ergebnisse der Färbungen mit einigen echten mikrochemischen Reaktionen zu geben. Es scheint vor allem die Angabe von MAC ALLUM besondere Beachtung zu verdienen, welcher als einen integrierenden Bestandteil des Nukleins Eisen in organischer Bindung betrachtet.

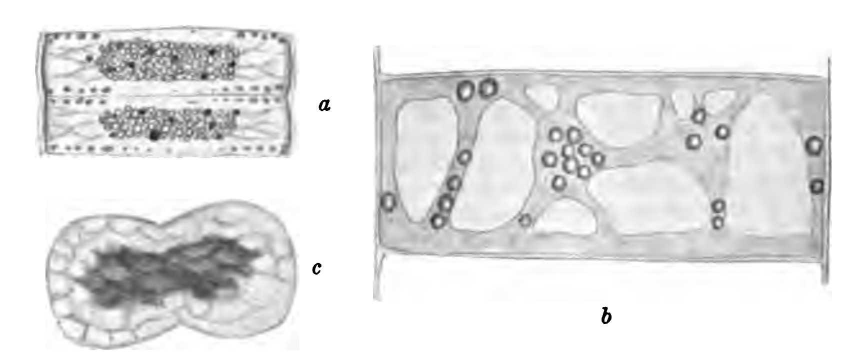


Fig. 86. Kernlose Zellen:
a Oscillaria Frölichii. Kompakter Centralkörper, die BÜTSCHLI'schen roten Körner an der Zellperipherie $^{3000}/_{1}$. (Nach MAC ALLUM '900.)
b Beggiatoa mirabilis (nach HINTZ und REINKE '901). Im Plasma glänzende Schwefelkörner.
c Blaugrüne Nostocacee im Beginn der Teilung begriffen. Centralkörner intensiv gefärbt. (Nach BÜTSCHLI '99).

Wenn man dazu noch die Unverdaulichkeit der Nukleine in Pepsinsalzsäure und Löslichkeit in Alkalien, als Kriterium mit heranzieht, so dürfte man immerhin mit einiger Berechtigung sich an die Identifizierung der dem Chromatin nahestehenden, wenn auch vielleicht nicht identischen Körper in verschiedenen Organen der Zelle heranwagen. Versuche einer systematischen Verwertung dieser analytischen Methoden schienen jedoch nur in geringer Zahl vorzuliegen.

Von besonderer Wichtigkeit sind nun in dieser Hinsicht die Befunde über chemische Topographie innerhalb der niederen, als kernlos zu betrachtenden Organismen; es stellen sich hier die Ergebnisse der mikrochemischen Untersuchungen als einzig entscheidend in der viel umstrittenen Frage, ob und wo ein Analogon eines Kernes in denselben anzunehmen wäre; in besonderem Maße gilt dies in Bezug auf verschiedene große Bakterien und namentlich die Cyanophyceen, Beggiatoa usw.[1])

---

[1]) Der Erforschung der Cyanophyceen wurden eine lange Reihe Arbeiten von SCHMITZ, ZACHARIAS, PALLA, NADSON, FISCHER und namentlich BÜTSCHLI gewidmet. Die meisten Autoren, mit Ausnahme von FISCHER, beschrieben in der Cyanophyceenzelle eine pigmentierte, stark vakuolisierte Außenzone und eine dichtere helle Innenzone des Innenkörpers. In den Knotenpunkten des wabig gebauten Protoplasmas sind zweierlei Granula gelagert, von welchen die einen, die „roten Körner" (Hämatoxylinfärbung BÜTSCHLI), als Chromatin, die anderen als Reservestoffe angesehen werden. Der ganze Innenkörper soll nach BÜTSCHLI dem Kern entsprechen, wobei

Die sorgfältigen mikrochemischen Untersuchungen von MAC ALLUM, welche sich sowohl auf die Prüfung des Verhaltens der Zelle gegen Verdauungsfermente, wie auch namentlich auf den Nachweis des „maskierten“ Eisens und des organisch gebundenen Phosphors erstrecken, scheinen uns den evidenten Beweis zu erbringen, daß der Innenkörper zwar relativ reich an einer nukleinartigen Substanz ist, daß jedoch dieselbe nicht in morphologisch nachweisbaren Anhäufungen, sondern ganz gleichmäßig diffus im ganzen Cytoplasma des Innenkörpers verteilt ist. Aber auch die Außenzone, namentlich die dem Innenkörper anliegenden Schichten derselben, weisen einen, wenn auch viel schwächeren Gehalt an einer nukleinartigen Substanz auf. Die „roten“ Körper scheinen in der Tat aus einer chromatinähnlichen Substanz zu bestehen, aber vorwiegend in der Peripherie der Außenzone lokalisiert zu sein. Noch eigentümlicher ist das mikrochemische Verhalten der von verschiedener Seite als kernlos geschilderten Beggiatoazellen. Das „maskierte“ Eisen und der organisch gebundene Phosphor sind vollständig gleichmäßig und diffus durch das ganze Cytoplasma verteilt; in den Fällen, wo mit Hämotoxylin färbbare Granula auftreten, scheinen dieselben ebenfalls aus nukleinartiger Substanz zu bestehen.

Die Tragweite dieser Beobachtungen ist, soweit man sie als für die Diagnose auf Nukleine entscheidend ansehen kann, eine sehr bedeutende. Abgesehen von der Wichtigkeit der Feststellung, daß kernlose Zellen tatsächlich existieren können, was allerdings von den früheren Beobachtern als ein nicht seltenes Vorkommnis angesehen wurde (Moneren von HAECKEL), ist die Tatsache einer ganz diffusen Verteilung einer nukleinartigen Substanz im Cytoplasma in dem Falle, wo ein morphologisch differenter Kern fehlt, in zweifacher Hinsicht von großer Bedeutung. Es darf daraus zunächst auf die vitale Unentbehrlichkeit der Nukleinsubstanzen für jede Zelle, aber gleichzeitig auch auf den rein chemischen Charakter der Funktion der ersteren geschlossen werden. Letztere Schlußfolgerung wird bei der Uebersicht der vorliegenden Tatsachen der chemischen Umsätze innerhalb der Zelle fast zur Gewißheit gesteigert, erscheint aber ganz besonders weittragend, wenn man andererseits die Art und Weise der Verteilung des Chromatins, dessen Hauptbestandteil ja die Nukleine ausmachen, in den Chromosomen des Kernes berücksichtigt (vgl. Teil III, Kap. VI).

Unsere spezielle Kenntnis der Art und Weise der chemischen Betätigung des Chromatins resp. Nukleins, steht allerdings in den allerersten Anfängen und beschränkt sich zumeist auf Hypothesen.

Eine eigenartige und interessante Auffassung der Bedeutung des Kernes für die stofflichen Vorgänge in der Zelle wird nun zunächst von J. LOEB vertreten. LOEB erblickt im Kern das Oxydationsorgan der Zellen: die synthetischen Prozesse für zahlreiche stoffliche Vorgänge in der Zelle, wie u. a. Regeneration und Entwicklung, sollen an Sauerstoffzufuhr gebunden sein. Der Sauerstoff muß daher im Plasma aktiviert werden, was durch katalytisch tätige Organe durch

---

er eine scharfe Abgrenzung gegen die Außenzone und eine chromatische Natur der roten Körper für erwiesen hält. Manche andere Forscher schließen sich allerdings dieser Ansicht nicht an. (Ueber Literatur dieser Frage vgl. MAC ALLUM, University of Toronto Studies No. 9 1900.)

O-Ueberteäger, als welcher der Kern funktionieren soll, geschieht. Der Ausfall der letzteren könnte somit die Ergebnisse der oben angeführten Versuche der Merotomie befriedigend erklären.

Eine wichtige Stütze zugunsten der katalytischen Bedeutung des Zellkernes als Sauerstoffüberträger, erblickt LOEB in der Entdeckung von SPITZER, nach welchem die Oxydationsfermente aus verschiedenen Gewebsextrakten zur Gruppe der Nucleoproteide, typischer Kernstoffe, gehören.[1])

Es käme außerdem nach LOEB noch in Betracht, daß der O-Mangel verflüssigend auf das Zellplasma wirkt, wie LOEB selbst an Eiern von Ctenolabrus, BUDGETT an Infusorien, auch KÜHNE für strömendes Plasma nachweisen konnte. Im Einklang damit sollen die Degenerationserscheinungen an kernlosem Protoplasma von Orbitolites (VERWORN's Experimente) ebenfalls auf Verflüssigung des Plasmas zurückführbar sein.

Gegen die interessante Hypothese von LOEB lassen sich allerdings die Versuche von PROWAZEK anführen: kernlose Stücke des Stentor coeruleus oder auch ganze kernlose Exemplare desselben[2]) wurden auf ihre Lebensdauer mit kernlosen Teilstücken des Stentor viridis verglichen. Da letztere zahlreiche Zoochlorellen — echte oxydative Organe — einschließen, sollten sie, wenn LOEB's Hypothese das Richtige trifft, den Verlust ihres Oxydationsorgans — des Kernes, leichter als der Stentor coeruleus vertragen können, was jedoch durchaus nicht zutraf — da beide Gruppen von Versuchsobjekten in maximo 79 Stunden am Leben blieben.

Ein sehr schwerwiegender Beweis zu Gunsten der Hypothese von LOEB wurde dagegen durch die interessanten Versuche von R. LILLIE geliefert: indem die EHRLICH'sche Methode zum Nachweis der Oxydationsvorgänge in den Geweben auch auf die celluläre Lokalisation der Oxydationen ausgedehnt wurde, konnte durch Bildung des blauen Indophenols durch synthetische Oxydation aus einer alkalischen Lösung von α-Naphtol und Paraphenylendiamin — das Maximum der Oxydation mit Bestimmtheit auf die unmittelbare Nähe des Zellkernes verlegt werden. Besonders deutlich scheinen die Erscheinungen an hohen zylindrischen Epithelien mit basal gelegenen Kernen, z. B. in den Darmepithelien zu sein, wo die Zellbasis tief blau, das andere Zellende ganz farblos bleibt.[3])

Sehr weitgehende Schlüsse in Bezug auf die synthetische Tätigkeit der Nukleine wurden in einer interessanten Hypothese von KOSSEL mit Bezugnahme auf die chemischen Eigenschaften der Nukleinbasen, namentlich des Adenins, aufgestellt. Das Adenin ($C_5N_5H_5$), ein Polymer der Blausäure kann unter bestimmten, eventuell auch in lebender Zelle vorkommenden Bedingungen, namentlich wiederholten Oxydationen und Reduktionen, in eine Substanz umgewandelt werden, welche die Tendenz zur Verwandlung in komplexe Verbindungen besitzt. Es entsteht in diesem Falle eine höhere O-haltige Verbindung aus einer relativ einfacher O-freien Substanz, was leicht im Reagenzglas vor sich gehen kann. Ein ähnlicher Vorgang findet nun höchstwahr-

---

[1]) Es kommt noch hinzu, daß nach MAC ALLUM's Feststellung das Chromatin eisenhaltig ist, die Eisensalze aber besonders geeignet sind, als Oxydationsfermente zu wirken.

[2]) Welche zuweilen durch sehr ungleiche Teilungen entstehen.

[3]) Anmerkung bei der Korrektur: In einer soeben erschienenen Arbeit (Festschrift für HAECKEL, '904) wird von VERWORN eine abfällige Kritik an der LOEB'schen Hypothese geübt. VERWORN bezieht sich auf seine älteren, jetzt genau bestätigten Versuche, nach welchen kernlose und kernhaltige Teilstücke von Infusorien unter O-Abschluß gleich schnell absterben, woraus sich ergeben soll, daß auch im Cytoplasma O-Verbrauch stattfindet. Eine Widerlegung der Hypothese von LOEB kann jedoch in dieser, ziemlich selbstverständlichen Tatsache nicht erblickt werden, da ja dadurch nur bewiesen wird, daß die Spaltungen im Cytoplasma oxydativer Natur sind und ohne Beteiligung des Kernes vor sich gehen, der Kernpunkt der LOEB'schen, durch LILLIE stark gestützten Annahme, in oxydativen Synthesen liegt, welche höchstwahrscheinlich eines katalytisch wirkenden O-Ueberträgers bedürfen.

scheinlich in der lebenden Zelle statt und dürfte auch der Bildung komplizierter organischer Verbindungen, spezieller des Albumins zugrunde liegen.[1])

Die chemischen Beziehungen der sog. echten Nukleolen zum Kernchromatin bedürfen weiterer Aufklärung. Durch ungenügendes Auseinanderhalten derselben von den morphologischen Verhältnissen beider und namentlich durch eine ziemlich kritiklose Anwendung der chemischen Bezeichnungen auf chemisch nicht homogene Gebilde, wurde die Erforschung dieser interessanten Frage vielfach wesentlich gestört.

Von den bereits älteren Angaben von CARNOY, scheint wohl die scharfe Sonderung der sog. echten Nukleolen oder Plasmosomen, von nukleolenartigen Chromatinanhäufungen — Pseudonukleolen oder Karyosomen — auszugehen. Diese Unterscheidung wird vor allem durch das färberische Verhalten beider, zum Teil auch durch gewisse chemische Reaktionen, wenn auch nicht im vollen Umfange gerechtfertigt.

Was die Färbbarkeit beider betrifft, so stellen sich die Plasmosomen dem Oxychromatin viel näher, indem sie im allgemeinen sehr wenig Affinität zu basischen Farbstoffen besitzen. Für eine chemische Charakteristik derselben reicht freilich das färberische Verhalten nicht aus.

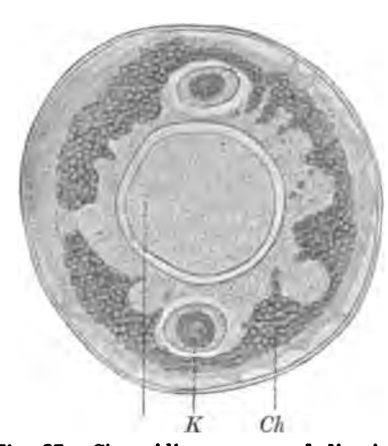


Fig. 87. Chromidiamasssen und die sich neu organisierenden Kerne der Arcella (Monothalamie). (Nach R. HERTWIG '99.) *K* Kern. *Ch* Chromidia.

Wir verdanken namentlich ZACHARIAS einige Aufschlüsse über die chemische Zusammensetzung der echten Nukleolen. Dieselben sollen zum größten Teil aus dem sog. Plastin bestehen, welches im übrigen sowohl im übrigen Kern wie auch im Zellplasma vorkommen soll. Das Plastin gehört zu den Nukleinen, unterscheidet sich jedoch von denselben durch seinen weniger sauern Charakter, welcher von dem geringen Gehalt an Nukleinsäure resp. Phosphorsäure herrührt und sowohl seine abweichend färberischen Reaktionen als seine relative Unlöslichkeit in Alkalien (im Gegensatze zu Chromatinnukleinen) erklärt.[2])

Die stofflichen Beziehungen der Plastinnukleolen zu dem Chromatin ist ein vielumstrittenes und dunkles Gebiet. Die Mehrzahl der tierischen Morphologen, namentlich CARNOY, O. HERTWIG und namentlich R. HERTWIG treten für nahe Beziehungen der beiden Substanzen, namentlich für eine Teilnahme der Nukleolarsubstanz an der Entstehung der Chromosomen. Sehr schwerwiegende Erfahrungen von botanischer Seite (STRASBURGER) sprechen aber ganz entschieden dagegen (vgl. Kap. Karyokinese).

Die Vorstellungen von R. HERTWIG sind in innigster Weise mit seinen Anschauungen über den Aufbau der Zelle verknüpft, eine Auffassung, welche, wie der Autor selbst zugibt, auf etwas schwankendem Untergrund beruht, zum Teil jedoch als Ausfluß einiger höchst interessanten Tatsachen erscheint.

Die Zelle (sowohl Protozoen- als Metazoenzelle) soll aus 3 Substanzen aufgebaut sein: 1. der achromatischen Substanz; 2. dem Chromatin; 3. der Nukleolarsubstanz. Die 3 Substanzen sollen in der Zelle der Metazoen und wahrscheinlich auch der vielzelligen Pflanzen, folgende Verteilung zeigen: Das Protoplasmagerüst — das Enchylemma bleibt unberücksichtigt — stellt eine innige Vereinigung von achromatischem Gerüst und Chromatin dar, welch' letzteres nur unter besonderen Bedingungen in geringen Quantitäten abgespalten wird und dann eine erhöhte Färbbarkeit des Zellkörpers veranlaßt (Zellen in Teilung, vielleicht auch bei funktionellen Veränderungen, wie z. B. bei der Sekretionstätigkeit der Drüsenzellen, Eizellen im Moment der Befruchtung). Das Grundgerüst des Kernes besteht nur aus achromatischer Substanz,

---

[1]) Vgl. KOSSEL Z. f. phys. Chemie Bd. XII.

[2]) Die von SCHWARZ auf Grund ganz unzureichender chemischer Reaktionen gegebene Charakteristik der verschiedenen Kernbestandteile als Pyrerine, Amphypyrerine, Linin usw. wurde von den Nachuntersuchern, besonders A. ZIMMERMANN, HALLIBURTON, CHITTENDEN, CARNOY u. A. als ganz willkürlich zurückgewiesen.

in welcher das an die Nukleolarsubstanz gebundene und dadurch organisierte Chromatin eingelagert ist. So soll das chromatische Kerngerüst der Autoren entstehen. Ein Ueberschuß von Nukleolarsubstanz soll zur Bildung echter Nukleolen führen, welche wohl in der Mehrzahl der Fälle bei den Metazoen in ähnlicher Weise, wie beim Aktinosphärium, während der Karyokinese in den Aufbau der Chromosomen nachträglich noch einbezogen werden. Viele Protozoen, z. B. das Aktinosphärium, namentlich aber die Monothalamien sollen ein ganz achromatisches Plasma besitzen (tatsächliche färberische Unterschiede im Vergleich zu den Zellen erster Art). Das Chromatin soll dagegen in diesen Fällen in ausschließlich organisierter Form, als Chromidialnetz im Cytoplasma verteilt vorkommen. (Fig. 87.) Es soll nun in verschiedenen Zuständen der Zelle zu einem regen Substanzwechsel zwischen dem Kernchromatin und Chromidia der Zellsubstanz kommen, so unter Umständen alles Chromatin aus dem Kern schwinden und sich in feiner Form im Cytoplasma anhäufen können: die Kerne hätten sich dann zu rekonstituieren (Fig 87).

Für das Aktinosphärium glaubt nun HERTWIG den Beweis erbracht zu haben, daß die Nucleoli sowohl die Nukleolarsubstanz (Plastin) als auch echtes Chromatin enthalten und das erstere ein Substrat für die Einlagerung des letzteren bilde. Ueber das Verhältnis von Chromatin und Nukleolarsubstanz läßt sich nun nach HERTWIG eine folgende Vorstellung bilden: „das aus dem Protoplasma stammende (abgespaltene G.) Chromatin wird in der Nukleolarmasse kondensiert und dadurch organisiert. Zur Bildung von Chromosomen in ein bestimmtes Quantum von Nukleolarsubstanz nötig. Der sich ergebende Ueberschuß wird in den Nucleoli festgelegt.“

Den interessanten Ausführungen HERTWIG's kann ein schwerwiegender Vorwurf nicht erspart bleiben: sie entbehren jeder strengen chemischen Grundlage. Man wird wohl E. ZACHARIAS beistimmen müssen, wenn er in Bezug auf die Aufstellungen von HERTWIG betreffend der Nukleolen, ihm den Vorwurf macht, daß die chemische Beschaffenheit des Chromatins und Plastins dabei gar nicht untersucht wurde. Das färberische Verhalten ist in diesem Falle noch weniger denn je als maßgebend zu betrachten. Aus demselben Grunde scheint auch die Vermutung HERTWIG's in Bezug auf die Chromidien mit den chemischen Verhältnissen nicht ohne weiteres verträglich zu sein. Echtes Chromatin kann wohl kaum implicite als Regel im Zellplasma vorhanden sein, wenn man an die von Morphologen vielfach ignorierte strenge Unterscheidung von echten Nukleinen und Pseudo- oder Paranukleinen ins Auge faßt. Nur letztere, mit Nukleoalbuminen identische und keine echte Nukleinsäure[1]) enthaltende Körper kommen nach zahlreichen chemischen Untersuchungen im Plasma vor. Die Unterschiede chemischer Natur — das Fehlen der Nukleinbasen in den Nukleoalbuminen, sind wohl so schwerwiegender Natur, daß die strenge Lokalisation des Chromatins auf den Kern aufrecht erhalten werden muß, trotz der etwaigen chromatinähnlichen Färbungen. Wenn man sich sogar auch völlig auf die Seite der chemischen Theorie der Färbung stellen und die gewichtigen Einwände von A. FISCHER u. A. ignorieren wollte, so können auch dann die färberischen Eigenschaften bestimmter Substanzen nicht als Beweis ihres Gehaltes an Nukleinsäure dienen, sondern viel allgemeiner, von jeder organischen Säure in salzartiger Verbindung mit einer starken Basis herrühren können (MATHEWS).[2])

---

[1]) Resp. keine Xanthinbasen enthaltende.

[2]) Als Beweis wird von MATHEWS die Tatsache der intensiven Färbbarkeit der Knorpelgrundsubstanz und des Mucins mit basischen Anilinfarben angeführt. MATHEWS führt nun diese Tatsache auf die Anwesenheit im Knorpel eines Salzes der Chondroitinschwefelsäure (SCHMIEDEBERG).

Kapitel V.

Stoffexport.

A. Sekretionsvorgänge.

Wenn man ein erwachsenes und lebensfrisches Protozoon in Bezug auf seine Stoffwechselverhältnisse betrachtet, so ist es offenbar, daß dieselben für die individuellen Bedürfnisse des Organismus völlig ausreichend sind aber andererseits diese Grenze unter keinen Umständen überschreiten: wird aus besonderer Veranlassung einmal zu viel Nahrung aufgenommen, so bleibt dieselbe in aufgestapelter Form im Zelleib erhalten, um dann im Notfall zur Verwertung zu gelangen. Der ganze Stoffwechsel der Protozoen beschränkt sich somit auf die Erhaltung ihres stofflichen Bestandes. Umgekehrt bei den Metazoenzellen, bei welchen diese konservativen Tendenzen zu Ausnahmen gehören; es hat ja in der Tat im Metazoenkörper eine so weitgehende Arbeitsteilung Platz gegriffen, daß die wenigsten Zellen auf Selbsternährung und Selbsterhaltung angewiesen und dazu befähigt sind, die meisten dagegen ihre Kräfte und ihre Tätigkeit dem Wohle der Allgemeinheit widmen.

Diese altruistische Tätigkeit, welche das Wesen der Metazoenzellen vom Grund aus beeinflußt, führt zu Differenzierungen ihres Leibes, welche recht verschieden, je nach dem zu erreichenden Zwecke ausfallen. Wenn man von den leicht abzuscheidenden Differenzierungen des ursprünglich undifferenzierten Plasmas absieht, welche einmal, im Laufe der Ontogenese ablaufen und im späteren individuellen Leben als stationär aufzufassen sind und zum Wesen der Histogenese gehören, so bleibt eine Reihe von Zellarten zu berücksichtigen, deren Tätigkeit nicht nur an einen chemischen Metabolismus *gebunden* erscheint (wie es ja in letzter Instanz jeder Lebensäußerung zu Grunde liegt), sondern direkt und *ausschließlich in einem solchen besteht*.

Unter diese Kategorie werden vor allem, wenn auch durchaus nicht ausschließlich, die sog. Drüsenzellen fallen.

Das einzige zutreffende Charakteristikum einer Drüsenzelle liegt in der Ausschließlichkeit und Einseitigkeit ihrer Funktion — der Produktion spezifischer Produkte und ihrer Beförderung nach außen.

Die innere Tätigkeit allein wird bei weitem nicht ausreichen, um das Wesen einer Drüsenzelle von den anderen anscheinend so weit abstehenden, wie z. B. die Ganglienzellen es sind, zu sondern, da ja auch die Tätigkeit der letzteren mit den weitgehendsten stofflichen Veränderungen, wie solche z. B. namentlich an den NISSL'schen Schollen usw. sich äußern, verknüpft ist.

Die alte Einteilung der Drüsenprodukte in Sekrete und Exkrete hat trotz mancher Schwäche doch am meisten Berechtigung, wenn man als zum Wesen der Sekrete gehörend, ihre Eigenschaft, chemische Arbeit für den Organismus zu verrichten, betrachtet, als Exkrete dagegen die völlig abgearbeiteten chemisch meistens indifferenten Produkte ansieht. Es muß allerdings zugegeben werden, daß solche Zellprodukte, wie z. B. Schleim, sich schwerlich in eine der Klassen einfügen lassen.

Die meisten Sekrete — und namentlich die Fermente — sind hochmolekuläre Körper, zum größten Teil sogar Eiweißkörper; sämtliche Exkrete sind Abbauprodukte der organischen Tätigkeit, dementsprechend niedrigmolekuläre Verbindungen.

Die Sekretbereitung, namentlich die Fermentbereitung, ist somit im allgemeinen nur selten mit Zerfallsprozessen der Bestandteile des Plasmas verknüpft, es dürften vielleicht sogar Synthesen in Betracht kommen.

Wenn wir an die zwei wichtigsten Fermente, die eiweißlösenden (proteolytischen) und die stärkelösenden (diastatischen) denken, so sehen wir, daß sie in identischer Weise und Intensität extracellulär, im Darmtractus der Metazoen, und intracellulär, im Zelleibe der Protozoen ihre Arbeit verrichten. Die Protozoen verdauen ja in der Tat und zwar in kurzer Zeit, Eiweiße und Kohlenhydrate, nicht aber Fette.

Bei der intracellulären Verdauung seitens der Protozoen suchen wir jedoch vergebens nach einer räumlichen Sonderung oder speziellen Behältern von Fermenten. Die in Nahrungsvakuolen aufgenommene feste Nahrung der Infusorien wird durch die Cyklose des Endoplasmas mitgerissen und auf ihrer langsamen Wanderung durch den ganzen Zelleib bis in die Nähe des Cytoafters, bis auf die unverdaulichen Kotreste assimilirt. Daß die Nahrung dabei mit immer neuen Plasmateilen in Berührung kommt und von einer Lokalisierung der verdauenden Wirkung keine Rede sein kann, ergibt sich ja von selbst. Noch prägnanter ist vielleicht die von VERWORN geschilderte vollständige Verdauung und Auflösung eines ganzen Infusors durch ein Pseudopodium eines Rhizopoden (Fig. 48). Der Schluß ist eben nicht zu umgehen, daß bei den Protisten, dem Zellplasma als solchem die fermentative Tätigkeit zufällt, daß dasjenige, was wir bei den Metazoen als totes „Sekret“, als einen chemischen Begriff aufzufassen gewöhnt sind, als integrierender Bestandteil des Plasmas sich innerhalb einer Zelle befindet.[1])

Die mikroskopische Untersuchung des Protozoon bei regster Verdauung gibt uns keinen Aufschluß über die Verteilung der Fermentteilchen zwischen den Protoplasmateilen, was natürlich der Feststellung gleich kommt, daß ein Zusammenhang beider Substanzen ein sehr inniger ist. Wenn man von den Infusorien absieht, bei welchen die aufgenommenen Nahrungspartikel bereits durch die Vorgänge der Ingestion in einer wässerigen Vakuole zu liegen kommen vgl. S. 107, so ist die Apposition des Plasmas dem verschluckten Bissen im allgemeinen eine ganz innige. Die Vakuolen um den letzteren entstehen erst nach Maßgabe der Verdauung, höchstwahrscheinlich aus den verdauten und gelösten Stoffen. Eine Ausscheidung von Fermentsäften aus dem Plasmaverband findet somit im allgemeinen nicht statt, was auch übrigens in den Fällen, wie die oben angeführte Beobachtung von VERWORN, kaum denkbar wäre.

---

[1]) Auch die Versuche von HOFER über die, wenn auch unvollständige Verdauung der kernlosen Stücke der Amöben (vgl. Kap. IV b), glauben wir, entgegen der Ansicht des Autors, in dem Sinne deuten zu müssen, daß gewisse, wenn auch geringe Mengen von Ferment stets diffus im ganzen Zelleibe verteilt sind.

Die fermentative Tätigkeit des Protozoenleibes ist aber auch in weiterer Hinsicht von großem Interesse. Sie scheint, soweit man beurteilen kann, im allgemeinen kaum zu erlahmen, d. h. an keine bestimmten Ruhe- und Tätigkeitsstadien gebunden zu sein, wie man solche gewöhnlich bei fermentsezernierenden Zellen der Metazoen unterscheidet. Dieser Umstand spricht natürlich auch mit Entschiedenheit dafür, daß die intracelluläre Verdauung nicht etwa mit innerer Sekretion eines Fermentes, d. h. einer räumlichen Trennung desselben aus dem Plasmagefüge verbunden ist, sondern vom Plasma selbst, ohne Beeinträchtigung seiner stofflichen Tätigkeit oder Stoffverlust vollzogen wird.[1])

Wenn wir somit auch annehmen müssen, daß das Zellplasma der Protozoen stets fermenthaltig ist, so wird damit die Frage nach der Bildungsstätte des Fermentes bei eventuellem Neuersatz desselben durchaus nicht berührt. Es bleibt in der Tat ein weiter Spielraum für die nachweisbar so wichtige, vielleicht maßgebende Betätigung des Kernes bei der Verdauung (s. o.); daß diese letztere sich speziell in einer Ausscheidung des Fermentes äußern sollte, kann jedoch aus den vorliegenden Tatsachen (vgl. S. 160 ff.) durchaus nicht erschlossen werden, da die Ergebnisse der Experimente für einen derartigen Schluß durchaus nicht eindeutig genug sind: es genügt ja in der Tat, daß das Oxydationsvermögen des Plasmas mit Entfernung des Kernes erlösche (vgl. oben Loeb, Lillie u. A.), um die Tatsache sehr unvollständiger Verdauung der Nahrung seitens des kernlosen Amöbenplasmas zu erklären.

Die Verknüpfung der Tatsachen der intracellulären Verdauung mit der Fermentausscheidung der Drüsenzellen leitet von selbst auf die Schlußfolgerung, daß die Gesamtheit der inneren chemischen Umsätze innerhalb der Zellen von dem gleichen Charakter der fermentativen Tätigkeit sein könnte (Hoppe-Seyler, Hofmeister u. A.). Es wurden ja in der Tat eine Reihe spaltender, synthesierender, oxydierender und reduzierender Fermente in den verschiedenen Geweben nachgewiesen.

Die Beziehungen zwischen der intracellulären Verdauungstätigkeit der freien Zellen und der Sekretion analoger oder identischer Fermente nach außen durch die Drüsenzellen der Metazoen, gestalten sich noch viel inniger, wenn wir die Leistungen der Leukocyten in Betracht ziehen, denen ja unbestreitbar beiderlei Funktionen im hohen Maße zukommen, indem dieselben als Phagocyten die intracellular aufgenommene Nahrung verdauen, als Wanderzellen, Eiterkörperchen, vielfach proteolytisch tätig sind.

Wenn wir diese Tatsachen für die Oekonomie einer Drüsenzelle des Metazoon verwerten wollen, so dürfen selbstredend die wichtigen speziellen Eigentümlichkeiten der letzteren nicht außer Acht gelassen, aber auch die kardinale Uebereinstimmung derselben mit einem beliebigen Protozoon oder einem Leukocyten — die Identität oder Aehnlichkeit der gelieferten Fermente — nach Gebühr gewürdigt werden.

Das spezielle, den Fermentdrüsenzellen neu hinzukommende Moment ist die ständige Abgabe des Fermentes nach außen, somit ständiger Verlust und Neuproduktion, welche den Protozoen (abgesehen von den Bakterien und anderen Pilzen) in der Regel nicht zukommt. Es ist aber andererseits zu berücksichtigen, daß die Fermente als

---

[1]) Es treten allerdings bei reichlicher Ernährung oder Ueberernährung der Infusorien (wie auch im allgemeinen bei Kulturen der Protozoen) eigentümliche Depressionszustände derselben auf (Maupas, Hertwig, Calkins), in welchen sie eine weitere Nahrungsaufnahme verweigern oder nur bei Nahrungswechsel sich wieder erholen können; inwiefern jedoch diese Erscheinungen mit dem erschöpften Zustande der Drüsenzellen der Metazoen verglichen werden dürfen, läßt sich zur Zeit kaum mit Bestimmtheit beurteilen; zwischen je zwei Depressionsstadien fällt jedoch ein derartig enormer Lebensabschnitt für die Infusorien (80 und mehr Generationen) und folglich auch ein derartig großer Nahrungskonsum, daß die Tatsachen eher zugunsten unserer Auffassung als gegen dieselbe verwertet werden kann.

solche schon in einer nicht abgespaltenen Form, als integrierender Bestandteil des undifferenzierten Cytoplasmas eines Pseudopodiums vorhanden und tätig sind. Fraglich bleibt es nur, ob sie den geformten oder ungeformten Teilen desselben, z. B. den Wabenwänden oder dem Enchylemm, der Mitom — oder Intermitommasse, den Granula oder der Intergranularmasse zukommen. Theoretische Erwägungen, welche in besonders überzeugender Form neuerdings von HOFMEISTER vertreten wurden, machen aber auch in diesem Punkt die Entscheidung als fast völlig sicher und zwar zugunsten von wabigen oder vakuolären Räumen. Die zahlreichen in den Zellen vorhandenen colloiden Fermente „braucht man sich nur durch undurchlässige Zwischenwände getrennt zu denken. Bei der Vielseitigkeit der Vorgänge kommt man damit zur Forderung einer sehr ausgiebigen Vakuolenbildung event. über die Grenze des Sichtbaren hinaus, und so kann man den Gründen, welche von hervorragender morphologischer Seite für die Existenz einer Schaumstruktur beigebracht worden sind, auch physiologisch-chemische Erwägungen beigesellen."

Man dürfte daher mit großer Berechtigung erwarten, daß in den exquisiten Fermentbildnern, wie es die Drüsenzellen sind, das Ferment in ganz ähnlicher Weise, wie etwa im indifferenten Protozoenplasma, an die Totalität des Zellplasmas, an ihre intimste Struktur, z. B. an den Wabeninhalt usw. gebunden erscheint. Soll es zur Ausscheidung von größeren Fermentmengen kommen, so müssen die überall zerstreuten kleinsten Partikel zu größeren Behältern, event. in die Grenze des Sichtbaren fallenden Vakuolen, Granula usw. sich vereinigen können. Es liegt aber kein Grund vor, ganz spezielle Partien des Cytoplasmas, als solche, welche Ferment enthalten, von anderen, fermentfreien, abzusondern. Wir dürften vielmehr unter Berücksichtigung der intracellulären Verdauungserscheinungen sehr vieler Metazoenzellen, wie z. B. Leukocyten, vielleicht Gefäßendothelien und namentlich der fermentativen Tätigkeit der meisten Körperzellen (s. o.), gewisse fermentative, namentlich proteolytische Funktionen als dem Protoplasma als solchem ev. unter Betätigung des Kernes inhärente Eigenschaften annehmen [1]) (MATHEWS).

Diese theoretischen Erwägungen werden uns als Richtschnur bei der objektiven Schilderung der Prozesse der Sekretbereitung in den Drüsenzellen zu dienen haben und uns zugleich die Notwendigkeit dartun, die Vorgänge der Produktion und Aussonderung der Fermente von den anderen Sekretions- und namentlich Exkretionsarten zu sondern und beide getrennt zu betrachten.

Die scharfe Sonderung der fermentativen, namentlich der peptischen Sekretionstätigkeit von der Gesamtheit der übrigen stofflichen Ausscheidungen der Zellen, ergab sich als eine notwendige Konsequenz aus der tieferen Einsicht in das Wesen der ersteren. Desto schwieriger ist es dagegen, feste klassifikatorische Prinzipien innerhalb der großen Mannigfaltigkeit derjenigen Sekretionsprozesse aufzustellen, wo weder die physiologische Bedeutung, noch die chemische Beschaffenheit oder der Aggregatzustand allein als maßgebend angesehen werden dürfen.

Die von RANVIER vorgeschlagene Einteilung der Drüsenzellen in holocrine und merocrine (mit Verlust der Lebensfähigkeit resp. mit Erhaltung derselben einher-

---

[1]) Da die im Darmlumen peptonisierten Eiweiße, bevor sie die Darmwand verlassen, zum größten Teil regeneriert werden und in den Körpersäften nur native Eiweißstoffe zirkulieren, so ist es im höchsten Grade wahrscheinlich, daß eine gewisse fermentative Verarbeitung der aus den Säften aufzunehmenden Stoffe seitens jeder Körperzelle zu geschehen hat.

gehende sekretorische Tätigkeit) läßt noch weiten Raum für mehrere, weit abstehende Unterabteilungen.

Will man das Wesen der sekretorischen Tätigkeit der Zelle möglichst erschöpfend erfassen, so wird man nicht umhin können, die Sekretionsprozesse unter verschiedenen Gesichtspunkten mehrere Male gesondert zu betrachten, da der gleiche Vorgang in sehr verschiedener Weise in das Leben der Zelle eingreifen kann.

Wenn wir zunächst den Chemismus der sekretorischen Tätigkeit der Zellen berücksichtigen wollen, so treffen wir alle Abstufungen in den Beziehungen der Sekretionsprodukte zum chemischen Gefüge der sezernierenden Einheit, soweit letzteres überhaupt erforschbar ist. Die Sekrete, welche in dieser Hinsicht nicht scharf von Exkreten geschieden werden können, sind bald als höhere oder niedere Abbauprodukte, bald umgekehrt als Resultat einer synthetischen Tätigkeit des Zellplasmas zu betrachten. Es sind dabei selbstverständlich die wohl allen Zellen gemeinsamen N-haltigen und N-freien Produkte des regressiven Stoffswechsels auszuschließen, welche nur als notwendige Folge des Lebensprozesses auftreten und nichts von einer speziell zur Erzeugung bestimmter Produkte gerichteten stofflichen Tätigkeit aufweisen. Die Ausscheidung mancher einfacher, sogar anorganischer Verbindungen, wie z. B. Kalk- oder Kieselsalze, muß dagegen in vielen Fällen als eine spezifische, sekretorische Leistung betrachtet werden, welche das gesamte stoffliche Leben der betreffenden Zellen beherrscht.

Abgesehen von den soeben erwähnten niedersten, vom Protoplasma gelieferten Abbauprodukten, tritt uns eine Klasse von eigentümlichen Körpern, z. B. Schleim, entgegen, deren Beziehungen zu dem produzierenden Plasma desto rätselhafter bleiben, als sie, im Gegensatze zu den anorganischen Salzen, nachweisbar nur innerhalb der Zellen selbst entstanden sein können.

Am Ende dieser aufsteigenden Reihe stehen nun einige Sekretionsprodukte, die ihre chemische Natur nach durchaus nicht als Produkt eines nachweisbar regressiven Metabolismus aufgeführt werden kann. Insofern es sich um chemisch und physikalisch anomogene Gemenge handelt, wie es z. B. die Milch usw. ist, läßt uns selbstverständlich die chemische Charakteristik im Stiche: es sind aber auch u. a. einige chemisch homogene Körper, deren Verhältnis zum Zellplasma noch durchaus rätselhaft erscheint. Es ist namentlich die gar nicht seltene Sekretion echter, reiner Eiweißkörper, wie sie namentlich seitens der Eileiterzellen in exquisitem Maße bei Sauropsiden, aber auch bei vielen anderen Wirbeltieren und Wirbellosen geschieht.

Diese kurze Uebersicht genügt, um zu zeigen, welche Fülle rein chemischer Probleme bei der Erforschung der Sekretionstätigkeit uns entgegentreten, und gleichzeitig zu betonen, daß auf diesem Gebiete bis jetzt noch sehr wenig geschehen ist.

Wenn wir aus einigen chemischen Eigenschaften der Fermente eine, wenn auch nur hypothetische Vorstellung über ihre Beziehungen zu bestimmten Zellbestandteilen, namentlich zu den Nukleoproteiden, somit vielleicht zu dem Chromatin erlangen konnten, so läßt uns die chemische Erforschung in Bezug auf die Abstammung unserer ersten Klasse der Sekrete resp. Exkretprodukte — der anorganischen Salze, vorwiegend Kalksalze — völlig im Stich.

In welcher organischen Bindung z. B. der Kalk in den betreffenden Drüsenzellen gespeichert wird, in welcher Weise seine Abspaltung behufs Sekretion vor sich geht, ist bis jetzt ein völlig ungelöstes Rätsel. Das gleiche gilt auch für Schleimsekretion usw.

Wenn wir von der chemischen Seite der Sekretbereitung absehen und die räumlichen Beziehungen der Sekretstoffe von ihrer ersten Entstehung innerhalb der Zelle bis zur Ausstoßung aus derselben betrachten, so finden wir, daß manche kardinale Punkte der Morphologie der Sekretion in einer überwiegenden Mehrzahl der heterogensten Drüsen vorherrschend sind, indem sie in der innigsten Weise mit den physikalisch-chemischen Eigenschaften des Protoplasmas verknüpft zu sein scheinen. In der Tat, in sehr vielen Fällen, wo die ersten Vorstadien der Sekretbereitung zur Beobachtung gelangen, scheint dieselbe, ganz unbekümmert um die spätere Konsistenz und chemischen Charakter des Sekrets, unter Auftreten größerer oder kleinerer Granula oder Vakuolen vor sich zu gehen. Das Gesagte gilt allerdings nur für diejenigen Drüsenarten, welche ihr Sekret als wirkliches, echtes P r o d u k t ihrer Tätigkeit ohne Zerstörung ihrer eigenen

Substanz liefern. Die Sekretionsvorgänge der holocrinen Zellen, welchen der Zelleib zum Teil oder in seiner Totalität zum Opfer fällt, lassen sich allerdings in dieses Schema nicht einfügen.

Einige allgemeine Prinzipien der Sekretbereitung und Verteilung innerhalb der Zelle ließen sich unter Erwägung des Charakters der Endprodukte mit großer Berechtigung fast a priori aufstellen (s. o.). Als erstes mußte berücksichtigt werden, wie verschieden und zahlreich die einzelnen gleichzeitig im Zelleibe entstehenden Sekretionsprodukte sein können. Es muß allerdings hervorgehoben werden, daß ein direkter morphologischer Nachweis der Verschiedenheit der Ausscheidungsprodukte in den Fermentzellen und analogen Drüsenzellen im allgemeinen nicht gelingt und erst aus der Beschaffenheit des Drüsensekretes und der Homogeneität ihres Parenchyms erschlossen werden kann. Es ist somit durchaus nicht ausgeschlossen, daß in diesen Fällen die verschiedenen Produkte nicht nebeneinander, sondern nacheinander innerhalb je einer Zelle ausgeschieden werden (Hofmeister).

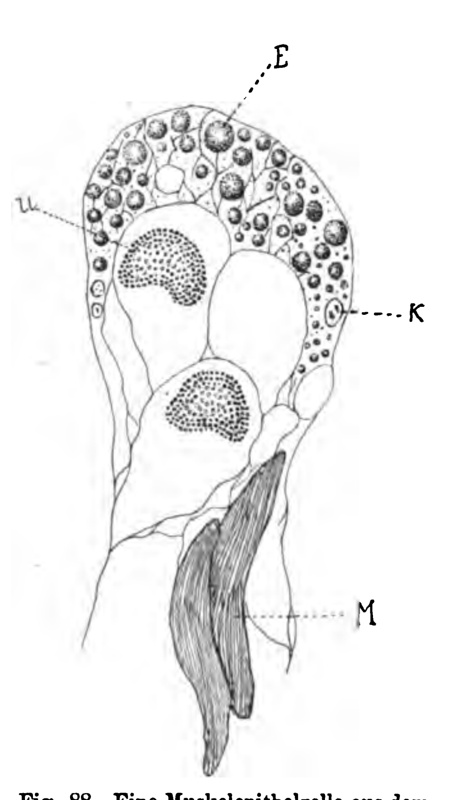


Fig. 88. Eine Muskelepithelzelle aus dem Peritonealepithel von Owenia.
M Muskelfasern.
K Zellkern.
E Eiweißgranula, welche als Sekret ausgeschieden werden.
U Uratkonkremente (Nierentätigkeit der Zelle).
(Nach Gilson.)

Es sind aber andererseits ganz sichere Fälle eines Nebeneinanderbestehens der heterogensten, morphologisch nachweisbaren Sekretprodukte innerhalb derselben Zelle bekannt geworden. Das interessanteste Beispiel dürfte wohl durch die eigentümlichen musculoepithelialen Peritonealzellen der Owenia gegeben sein (Gilson). Die Zellen funktionieren gleichzeitig als Nierenelemente (große Uratkonkremente) und als echte Eiweißdrüsen (Fig. 88).

Wir hatten gesehen, daß das Nebeneinanderbestehen verschiedener Sekretionsprodukte, resp. ihrer Vorstadien, eine Sonderung derselben innerhalb, durch schwer permeable, wahrscheinlich kolloidale Membranen gebildeter, abgeschlossener Räume — größerer oder kleinerer Vakuolen — involviert. Es kann somit dieser ersten Anforderung des Mechanismus der Sekretbereitung keine der Vorstellungen über den morphologischen Aufbau des Drüsenplasma, welche mit einem offenen Netz oder Retikulum und flüssiger, die Zwischen-

räume ausfüllender Interfilarmasse operieren, Genüge tun.[1])

Seitdem namentlich auf Grund der klassischen Arbeiten von LUDWIG, R. HEIDENHAIN u. A. es als feststehend betrachtet wird, daß die Sekretionsstoffe nicht als solche den Drüsenzellen zugeführt werden, sondern durch eine spezifische Tätigkeit innerhalb derselben erst entstehen, blieb stets das Bestreben rege, innerhalb der Drüsenzellen die spezifischen sekretbereitenden Organe aufzufinden und namentlich ihr Verhältnis zum übrigen Zellplasma klarzulegen.

Welchen Aufschwung der Erforschung der Sekretionsverhältnisse der fermentbereitenden Zellen in den letzten Jahren zu verzeichnen hatte, wird weiter unten des näheren erörtert. Wenn man auch, in etwas optimistischer Weise, die Beteiligung des Kernchromatins und eines speziellen Zellplasmas an diesem speziellen Sekretionsvorgange als wahrscheinlich betrachtet, so kann in demselben keinesfalls das allgemein leitende Prinzip erblickt werden, welches gleichmäßig auf jede Art sekretorischer Tätigkeit Anwendung finden könnte — es sprechen dagegen sowohl divergente morphologische Befunde, als auch theoretische Erwägungen (s. u.).

Es ist jedoch a priori durchaus nicht unwahrscheinlich, daß bestimmte Struktureigentümlichkeiten in den Drüsenzellen, gewissermaßen spezielle Organoide innerhalb derselben vorkommen, welche dieselben zu den, jeder Sekrettätigkeit inhärenten Grundeigenschaften befähigen könnten: diese Eigenschaften sind — die Aufnahmefähigkeit spezieller, zur Sekretbereitung unentbehrlicher Stoffe aus den ernährenden Säften und die räumliche Sonderung der fabrizierten Sekrete von dem Zellplasma innerhalb größerer oder kleinerer Behälter; die dazwischen liegenden Etappen der Sekretbereitung müssen ja unbedingt als in jedem gegebenen Falle verschieden, angesehen werden, da ja eben das Wesentliche an derselben — der Chemismus — jeweilen spezifisch sein muß.

Solche „Organoiden" der Drüsenzellen wollen nun viele Forscher in den „Granula" der Zellen erblicken. Es ist wohl hauptsächlich ALTMANN's Verdienst, die prinzipielle Wichtigkeit dieses Sekretionsmodus erkannt zu haben. Eine gewisse Einseitigkeit seiner Auffassung der Granula im allgemeinen, als fast völlig selbständiger Bioblasten, Lebenseinheiten, ließ jedoch die Anwendung seiner Lehre in Bezug auf diese spezielle Frage in einen, gewiß ungerechten Mißkredit geraten.

Es ist sehr wohl denkbar und zulässig, ja sogar wahrscheinlich, daß mit der Bildung kleiner, scharf isolierter Substanzanhäufungen, seien es Granula oder Mikrosomen, Plasomen (ARNOLD) oder Mitochondra (BENDA), die Drüsenzelle einzelne kleine Laboratorien schafft,

---

[1]) Weiter als diese ganz allgemeine Feststellung kann allerdings die Betrachtung der allgemein notwendigen Eigenschaften der Drüsenzellen nichts ergeben. Es muß in der Tat jeder Versuch, die Strukturverhältnisse der Drüsenzellen zu verallgemeinern, an der Tatsache scheitern, daß wir an sehr zahlreichen, meist serösen Drüsen wirkliche Ruhestadien gar nicht kennen, daß verschiedene Abstufungen der Sekretbereitung, Verflüssigung und Ausstoßung Hand in Hand zu gehen pflegen. In anderen Fällen wieder, wo die Drüsenzelle ihren Inhalt ruckweise zu entleeren vermag und nach dem Exkretionsvorgange völlig leer und erschöpft bleibt, treten unmittelbar darauf so tiefgreifende restituierende Prozesse innerhalb des Zellplasmas auf, daß wiederum ein „statisches" Bild einer leeren Drüsenzelle ein Ding der Undenkbarkeit ist.

welche als Centren weitgehender chemischer Umsätze funktionieren können und, was besonders wichtig erscheint, sowohl zur Aufnahme und Speicherung der Stoffe aus den umgebenden Nährflüssigkeiten, wie zur Bildung scharf cirkumskripter Depots des fertigen Sekretes befähigt sind.

Wie weitgehend die Unabhängigkeit der chemischen Umsätze innerhalb der einzelnen Granula sein kann, ergeben außer den verschiedenen färberischen Reaktionen derselben und der Verschiedenheit der Endprodukte (vgl. Fig. 88) auch die merkwürdigen, vielleicht nicht genügend beachteten Tatsachen der Verflüssigung der Sekretgranula, bevor sie den Zelleib verlassen. Wie man sich vielfach an großen, körnerreichen Drüsenzellen (besonders deutlich an den „Giftzellen“ der Salamanderlarven) überzeugen kann, geht die Verflüssigung der einzelnen Körner nicht etwa zonen- oder schichtenweise in Abhängigkeit von ihrer Nachbarschaft zur Zelloberfläche, Kern etc., sondern ganz sporadisch vor sich (Fig. 89). Diese Tatsache kann wohl nicht anders gedeutet werden, als daß die einzelnen benachbarten Granula oder Körner in sehr verschiedenen Stadien der chemischen Umsätze, unabhängig von ihren Nachbarn sich befinden können.

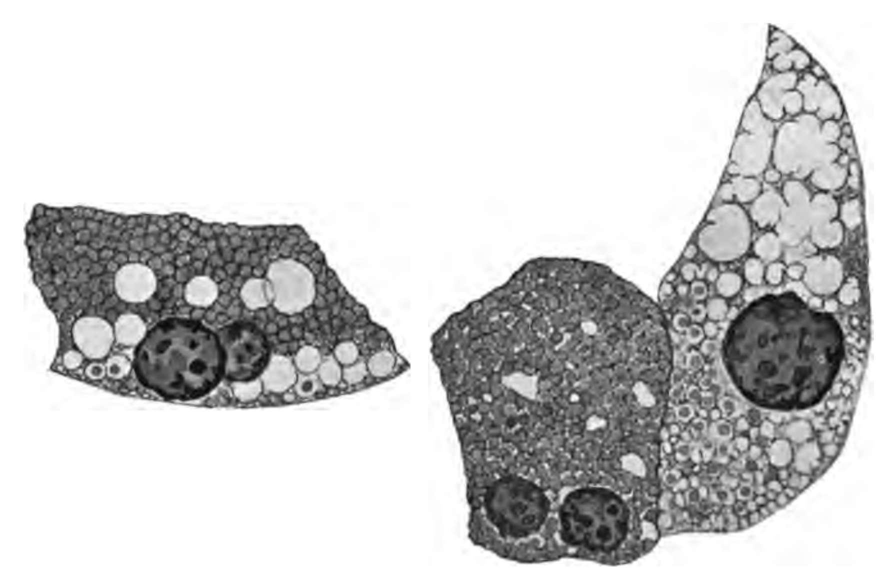


Fig. 89. Zellen aus der Giftdrüse der Salamanderlarve. Partielle Verflüssigung des granulären Inhaltes.

Aus diesen Erwägungen muß aber auch gefolgert werden, daß behufs Wahrung der chemischen Lokalisation und Unabhängigkeit der kleinen Bezirke des Zellplasma, in denen sich die nötigen chemischen Umsätze abspielen sollen, die Zelle durchaus nicht an die herkömmliche feste Gestalt kleiner, stark lichtbrechender und färbbarer Granula gebunden zu sein braucht; der Inhalt kleiner oder größerer Waben oder Vakuolen dürfte vielmehr, unter Berücksichtigung des allseitigen Abschlusses durch die Wabenwände, ebenfalls als lokalisierte Bildungsstelle bestimmter chemischer Reaktionen geeignet erscheinen; es erweist sich unter diesem Gesichtspunkte so mancher viel umstrittene Punkt des Aufbaues des Cytoplasmas, wie in Bezug auf andere Fragen, so auch hier, als an sich irrelevant; sind die Bildungsherde der Sekretvakuolen dicht gedrängt und aus festen Stoffen bestehend, so bietet uns die Zelle das Bild einer granulären Struktur morphologisch im Sinne von Altmann; sind es kleinste,

dicht einander anliegende Vakuolen, so kann das Bild einer wabigen Struktur (BÜTSCHLI) erzeugt werden. Ebenso häufig treten auch Typen auf, wo die spärlich zersteuten Herde — seien es Granula oder Vakuolen — dem Cytoplasma der Drüsenzelle eine bestimmte Strukturformel keinesfalls aufzudrücken vermögen.

Wir wollen nun untersuchen, inwieweit die Granula der verschiedenen Drüsenzellen tatsächlich als Mittel oder Weg zur Produktion des Sekretes aufgefaßt werden können, — daß dieselben als gewisses Uebergangsstadium in der Entstehung zahlreicher Sekretarten auftreten — darf als völlig gesicherte Tatsache betrachtet werden.

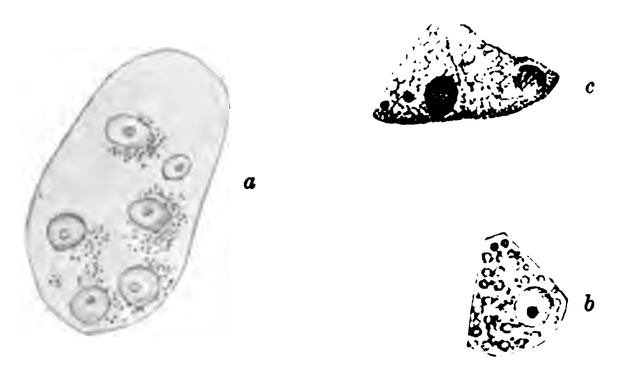


Fig. 90. Zellen der Tränendrüse der Katze.
a Ein Drüsenacinus im lebenden Zustande: Zellgrenzen unsichtbar; Kerne und kleinste Granula scharf hervortretend.
b Eine Zelle lebend; Sekretkörner und dazwischen ALTMANN'sche Granula.
c Dieselben Zellen, fixiert nach ALTMANN; die Zwischensubstanz der Sekretkörner als Wabenwerk, in derselben eingestreut die ALTMANN'sche Granula.
(Nach A. NOLL '901.)

Es muß vor allem die Frage erwogen werden, inwieweit die unten zu schildernden granulären Bildungen innerhalb der Zellen tatsächlich präexistierende Gebilde und nicht Fällungsprodukte durch Fixierungsmittel sind. Durch ausgedehnte Untersuchungen wurde namentlich von HARDY und A. FISCHER der Nachweis erbracht, daß viele Eiweißlösungen durch unsere gebräuchlichen Fixierungsmittel granulär gefällt werden und die künstlich gebildeten Granula sowohl in ihren Dimensionen, wie in färberischen Verhalten den entsprechenden cellulären Gebilden völlig gleichen. In besonderem Maße granulabildend sollen speziell die ALTMANN'schen Methoden sein.

Es war auf Grund dieser Feststellungen ein gewisser Rückschlag und Mißtrauen gegen die von ALTMANN und anderen älteren Autoren beschriebene Gebilde eingetreten. Es muß auch als unbedingtes Postulat betrachtet werden, eine Nachprüfung der Verhältnisse an lebenden Objekten in all den Fällen vorzunehmen, wo man mit den echten ALTMANN'schen Granula, mit kleinsten fuchsionophilen Körnchen operiert.

Es war nicht schwer, die großen Granulationen, welche dicht gedrängt in verschiedenen Drüsenzellen im „Ladungsstadium" auftreten, auch am lebenden Objekt nachzuweisen. Die betreffenden Tatsachen wurden mit aller Sicherheit schon in den 80er Jahren von LANGLEY, R. HEIDENHAIN, KÜHNE u. A. festgestellt und durch zahlreiche Untersucher (MÜLLER, HELD u. A.) nachgeprüft. Die vitale Präexistenz von kleineren Granula, welche mit großer

Wahrscheinlichkeit mit den fuchsionophilen Granula ALTMANN's (s. u.) identifiziert werden können, wurde für einen speziellen Fall, für die Tränendrüse, erst in der letzten Zeit durch NOLL in befriedigender Weise erbracht (Fig. 90). Der Beweis, daß die Granula in gewissen Fällen tatsächlich existieren, kann jedoch in keiner Weise zu einer Verallgemeinerung berechtigen; es werden daher wohl nach wie vor, für jedes neue Objekt und jede neuentdeckte granuläre Granulaart, ein erneuter Beweis am Lebenden ad hoc erbracht werden müssen (vgl. dagegen BENDA's Mitochondria).

Die verschiedensten, mit Sekret oder deren Vorstufen beladenen Drüsenzellen, weisen ein gröberes oder feineres Wabenwerk auf, dessen Maschen durch die Sekretkörner oder verflüssigte Sekrettropfen ausgefüllt sind, dessen Wände dagegen, nach ALTMANN's Schilderung, ihrerseits aus kleinen, stark fuchsinophilen, zum Teil an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Körnchen — den eigentlichen Lebenseinheiten — Bioblasten und eigentlicher toter, intergranulärer Grundsubstanz bestehen sollen. Der Vorgang beim „produktiven" Stoffwechsel (Sekretbereitung) gestaltet sich nun nach ALTMANN folgendermaßen: „die kleinen Granula nehmen die zugeführten Nährstoffe auf und wachsen unter Assimilation derselben zu großen, nicht mehr vitalen Stoffwechselkörnern heran, welche bestimmt sind, die Mutterzelle zu verlassen ... Bei der Erzeugung der verschiedenen Stoffwechselprodukte durch die Granula gehen viele primäre Körner verloren; der Ersatz derselben geschieht durch Teilung der restierenden und zwar oft so, daß zunächst eine Verlängerung derselben zu Fädchen vorausgeht, deren Zerfall gleich mehrere Individuen gibt ...; wo produktiver Stoffwechsel vorhanden ist, sind die Granula die einzigen Träger desselben" (S. 88—90, 1897).

Die Ideen von ALTMANN wirkten anregend auf weitere Untersuchungen und bedeuten entschieden einen gewissen Fortschritt in der Drüsenforschung. Man kann sie jedoch weder in toto akzeptieren noch verwerfen.

Was zunächst die angebliche vitale Natur der fuchsinophilen Granula im Gegensatze zur intergranulären Substanz betrifft, so trägt diese Aufstellung einen völlig apodiktischen Charakter und wurde in diesem Umfange von den weiteren Forschern nur selten aufgegriffen, obwohl auch FLEMMING in der Beurteilung der ALTMANNschen Befunde soweit geht, die Granula für echte Elementarorgane der Zelle und Träger von Stoffwechselvorgängen zu halten und den selben Wachstums- und Teilungsvermögen zuschreibt.

Einen weiteren Ausbau hat dann die Granulalehre, d. h. die Auffassung der Mikrosomen als spezieller Zellorgane neuerdings durch J. ARNOLD und BENDA erfahren.

In Bezug auf die angebliche Spezifizität der ALTMANN'schen Granula, der ARNOLD'schen Plasomata und der Mitochondria von BENDA lassen sich berechtigte Zweifel geltend machen. Ganz abgesehen von der Unzuverlässigkeit der färberischen Reaktionen und der Unmöglichkeit, dieselben als sichere Identifizierungszeichen der betreffenden Gebilde anzuwenden, scheinen im Wesen selbst dieser Aufstellungen große Widersprüche zu liegen. Hält man z. B. mit ALTMANN und GALEOTTI die Fuchsinophilie der Granula, mit BENDA ihre spezifische Färbbarkeit für ihre chemische Charakteristik, so findet man in den allerverschiedensten Organen u. a. in den verschiedensten Drüsen, chemisch identische Gebilde, welche der Definition gemäß die einzig aktiven Träger des Sekretionsprinzipes sind. Es läßt sich aber durchaus nicht einsehen, wieso chemisch identische, sich selbst überlassene Systeme in ihren Endprodukten — den aus ihnen entstandenen Sekreten — verschieden sein können. Es müssen somit entweder die Granula selbst chemisch verschieden sein — die färberische Reaktion

wird nun in diesem Fall einen illusorischen Wert haben — oder die Stoffwechselvorgänge innerhalb der Granula werden in maßgebender Weise von der Intergranularsubstanz, dem Zellkerne usw. beeinflußt — die vitale Dignität der Granula müßte somit in diesem Falle aufgegeben werden.

Es müssen somit auf Grund dieser Erwägungen die, unter verschiedenen Bezeichnungen geschilderten Mikrosomen der Drüsenzellen, ihrer dominierenden Bedeutung in der Zelle entkleidet und vielmehr als ein morphologisches, häufig wiederkehrendes Stadium des Sekretionsprozesses, als gewisse Zwischenstufen des Sekretes aufgefaßt werden. Es hat ja auch in der Tat der kardinale Punkt jeder Lehre von genuinen granulären Gebilden — der Satz — omne granulum a granulo — durch genauere Nachprüfungen durchaus keine Bestätigung gefunden.

Wenn man sich mit ALTMANN in der Verfolgung der Elementargranula in das ultramikroskopische Gebiet begibt und das Emporwachsen der mikroskopisch nachweisbaren fuchsinophilen Körnchen aus solchen, welche jenseits der mikroskopischen Wahrnehmbarkeit liegen, annehmen will, so verläßt man den sicheren Boden der Tat-

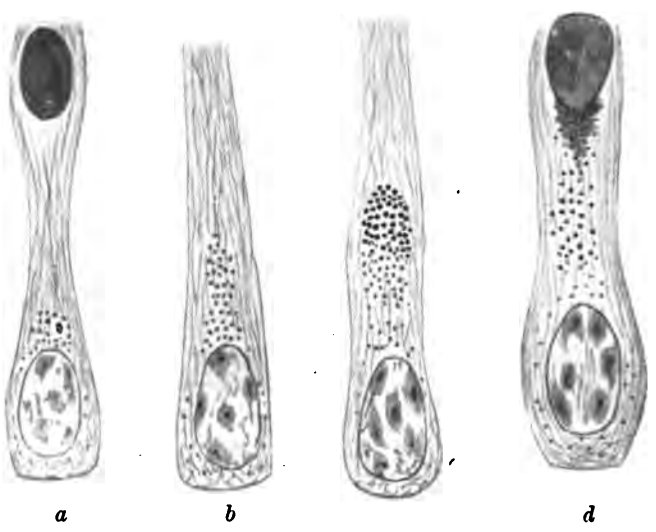


Fig. 91. Schleimbildung in den Pyloruszellen von Spelerpes (urodeles Amphibium).
a Fertiger Schleimpfropf und Auftreten einer neuen Generation der fuchsinophilen Granula aus dem Kern.
b und *c* Verwandlung der Fuchsingranula in Mucingranula; das Zusammenfließen letzterer zu einem Mucinpfropf (*d*) (Fuchsingranula hell, Mucingranula dunkel gezeichnet).
(Nach GALEOTTI '95.)

sachen und stellt Hypothesen, ohne jeden Tatsachenzwang und Berechtigung auf. Will man dagegen eine begründete Vorstellung über die Entstehung der Granulationen gewinnen, so sind die Ergebnisse der neueren Forschungen den oben geschilderten Lehren durchaus ungünstig. Es wurde zuerst von GALEOTTI der Versuch unternommen, an einer größeren Reihe von Drüsenzellen das erste Erscheinen der Sekretgranula in Form fuchsinophiler Körnchen zurück zu verfolgen (Fig. 91). Ohne sich in bestimmter Weise über die vitale Dignität derselben auszusprechen, glaubt der Autor das Heraustreten der fuchsinophilen Körner aus dem Kern bei verschiedenen Drüsenzellen nachgewiesen zu haben. In welcher Weise und aus welchem Material dieselben in letzteren entstehen, bliebe somit dahingestellt. Ein wichtiger Fortschritt in unserer Erkenntnis der Drüsengranulationen wurde durch

die Untersuchungen E. MÜLLER's an einigen serösen Drüsen erzielt. Durch vergleichendes Studium frischer und fixierter Objekte gelang demselben der Nachweis, daß die Vakuolen des frischen Sekretes oder seiner unmittelbaren Vorstufen aus Körnern hervorgehen, welche in fixierten und gefärbten Präparaten ungefärbt und in ganz frischen schwach lichtbrechend erscheinen, womit er zunächst die wichtigen alten Angaben von LANGLEY bestätigte; er konnte aber als noch jüngere Vorstufe, kleine, stark färbbare und lichtbrechende, in den Knotenpunkten des Reticulums liegende Granula nachweisen, welche von sehr verschiedenen Dimensionen, zuweilen an der Grenze der Sichtbarkeit waren. Ueber die erste Abstammung der letzteren konnte jedoch auch MÜLLER keine Klarheit erlangen.

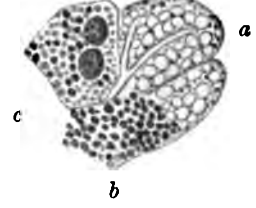


Fig. 92. Drei Stadien der Granulabildung in der Submaxillaris.
In *a* Sekretvakuolen mit dazwischen liegenden kleinsten stark färbbaren und lichtbrechenden Granula.
b Bedeutende Größenzunahme und Abnahme der Färbbarkeit der Granula.
c Vorstadien der Sekretvakuolen; blasse, schwach lichtbrechende und schwach färbbare Granula.
(Nach E. MÜLLER '96.)

Die neueren, mit ALTMANN's Methoden arbeitenden Untersucher — MAXIMOW (für verschiedene seröse und Speicheldrüsen), NOLL (für Tränendrüsen) — haben sich in sehr zurückhaltender Weise über die direkten Uebergangsbeziehungen der fuchsinophilen Granula zu den echten Sekretgranulationen ausgesprochen und somit die Frage über das erste Auftreten derselben ebenfalls in suspenso gelassen.

Wir sehen somit, daß die Annahme einer elementaren Natur, ständiger Anwesenheit und Vermehrung durch Teilung, nicht durch Bildung de novo der Drüsenzellengranulationen, jeder tatsächlichen Begründung entbehrt. Es kommen jedoch von anderer Seite zahlreiche und schwer ins Gewicht fallende Beobachtungen hinzu, welche aufklärend auf die Entstehungsweise der Sekretgranulationen gewirkt haben und, was nicht minder wichtig erscheint, zur Evidenz erwiesen, daß eine angebliche Herkunft der großen, reifen Sekretkörner der verschiedensten Drüsenzellen aus kleineren Organoiden — den Drüsengranula — durchaus nicht immer zutrifft; daß somit der granuläre Sekretionstypus nicht einen eigenen Typus, sondern ein gewisses funktionelles Zwischenstadium darstellt. Es fallen hier vor allem die Untersuchungen über die Beteiligung des sog. Nebenkernes und der Basalfilamente an dem Sekretionsvorgange ins Gewicht.

Die letzten 10 Jahre haben eine Reihe wichtiger Arbeiten über Bau und Funktion verschiedener, vorwiegend seröser Drüsenzellen gebracht, die teils die älteren von R. HEIDENHAIN, LANGLEY u. A. herrührenden Angaben wesentlich bereichern, zum Teil auch neue Gesichtspunkte eröffnen.

Das Cytoplasma der völlig sekretleeren, oder die sekretleeren Abschnitte der partiell mit Sekret beladenen, serösen (und mancher anderen — Schleimzellen (E. MÜLLER), Giftzellen der Salamanderlarve) Drüsenzellen, wird als aus einem sehr feinen, mehr oder weniger gleichmäßigen Fadenwerk bestehend geschildert, welches bald mehr parallele, geschlängelte, in der Längsachse der Zelle verlaufende Fäden einschließt, bald ein netziges Geflecht bildet. Letzteres wird

von der Mehrzahl der Autoren als optischer Ausdruck einer alveolären Struktur aufgefaßt. In manchen Drüsen, z. B. im Pankreas, ist die Sonderung des Zelleibes in eine innere, alveoläre und eine

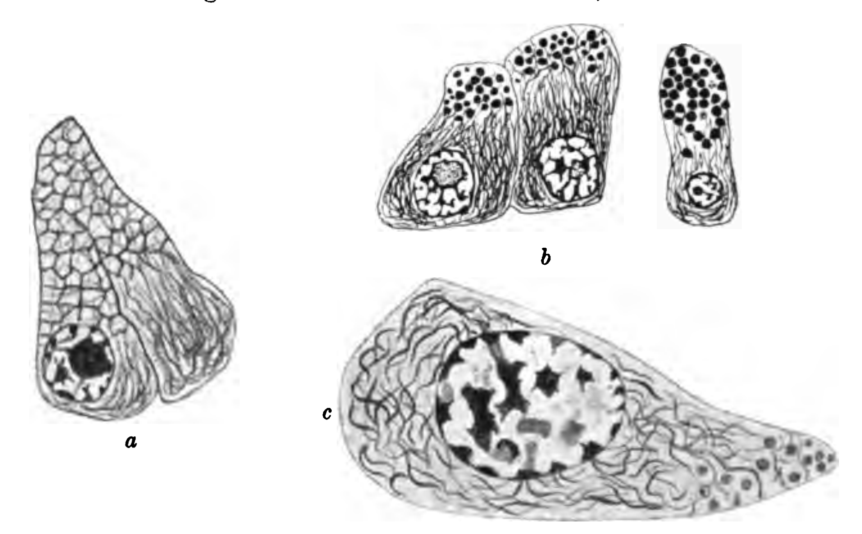


Fig. 93. Pankreaszellen.
a und *b* Frosch. *c* Necturus. (Nach MATHEWS '99.)

äußere, deutlich längsfibrilläre Zone besonders scharf ausgesprochen (MATHEWS). Es wird von dem genannten Autor hervorgehoben, daß die Plasmafäden völlig glatte Konturen, keinerlei Anastomosen und keine Spuren von mikrosomalen Einschlüssen aufweisen.

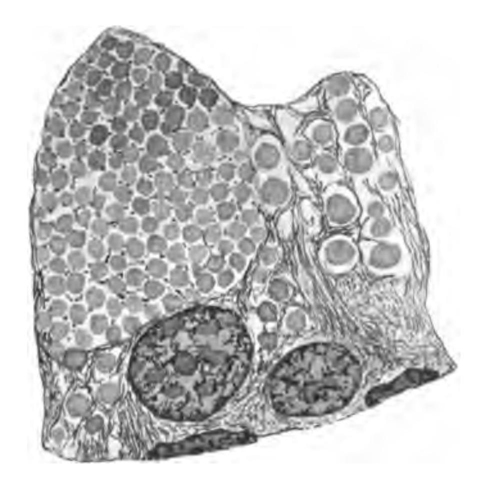


Fig. 94. Giftdrüsenzellen der Salamanderlarve, erste Stadien der Sekretbereitung: die, in ihrer definitiven Größe auftretenden Granula drängen das dichte Geflecht der Filamente auseinander.

Es ist nun von Interesse, den Beziehungen dieser scharf gezeichneten Plasmafasern zur Kernmembran genauer nachzugehen.

Ein mehr oder weniger intimer Zusammenhang beider Gebilde wird von den

neueren Autoren als sicher bestehend angenommen, obwohl, wie es scheint, die Tatsachen durchaus immer eindeutig genug sind. Wie weit das fadige Gefüge des Cytoplasmas sich gegen die freie Zelloberfläche hin erstrecken kann, scheint je nach der Drüsenart verschieden zu sein. Bilder, wie etwa Fig. 93 c, scheinen nur der Pankreaszelle eigen zu sein, die Mehrzahl der übrigen Drüsenzellen zeigen im sekretleeren Zustande, abgesehen von den Basalteilen, ein netzig aussehendes, alveoläres Gerüst.

Von ganz spezieller Bedeutung und Charakter erscheinen nun die basalen Teile des Plasmareticulums, welche von vielen Autoren, zuerst wohl Eberth und Müller, dann Solger gesehen und beschrieben, dann in besonders ausführlicher Weise von der Schule von Nancy studiert wurden. Diese „Basalfilamente" (Solger) oder

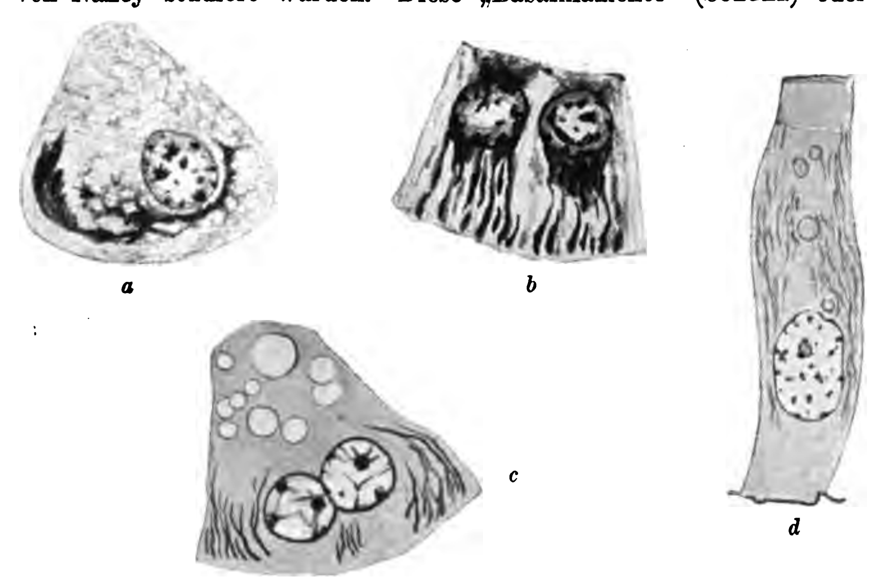


Fig. 95. Beispiele der Basalfilamente in verschiedenen Drüsenzellen: *a* Parotiszelle. *b* Speichelröhre der Parotis (nach Garnir '99). *c* Milchdrüse (nach Limon '903). *d* Hepatopancreas der Astacus (nach Vigier '901).

„Ergastoplasmafäden" (Garnier, Gebrüder Bouin) „stellen verdickte oder gröbere Partien des Plasmanetzes dar und zeichnen sich durch ihre Affinität zu basischen Farben aus. Die einen sind safranophil, die anderen cyanophil (nach Solger färben sie sich sehr intensiv mit Hämatoxylin). Ihre Form ist sehr variabel. Im Zusammenhang mit den Balken des Cytoplasmas stehend, haben dieselben die Gestalt dicker, unregelmäßiger Fasern, mit eckigen Konturen, dicht mit feineren, hauptsächlich transversalen Anastomosen besetzt. Die Hauptrichtung der Basalfilamente entspricht der Längsachse der Zelle. Sie sind meistens in der nächsten Nähe des Kernes gelagert" (Garnier).

Die Basalfilamente wurden im Anschluß an die oben angeführten Schilderungen in einer größeren Anzahl seröser und anderer Drüsenzellen, sowohl Wirbeltiere als Wirbelloser in verschiedener Gestalt und Ausbildung wiedergefunden.[1]) Es werden

[1]) Theohari, Cadé (Hauptzellen der Fundusdrüsen), Henneguy, Vigier (Hepatopankreas des Astacus), Zimmermann, Jouvenel (Submaxillaris), Limon (Milchdrüse),

aber auch etwas abweichende Befunde hinzugerechnet. So findet z. B. HEIDENHAIN eigentümlich gestaltete dicke Fibrillenzüge in den Darmzellen des Frosches, welche sich zuweilen zu einem einheitlichen Balken zusammenfügen und, obwohl nicht basal gelegen, trotzdem mit den SOLGER'schen Filamenten identifiziert werden (Fig. 96 b). BENDA's Mitochondrien werden ebenfalls zu ergastoplasmatischen Gebilden hinzugerechnet; die Brüder BOUIN schilderten endlich analoge Gebilde in den Mutterzellen des Embryonalsackes der Liliaceen und den Ovarialeiern einiger Asteroideen.

Die Identifizierung so heterogener Gebilde, denen sich noch weniger aufgeklärte, unten zu erörternde Verhältnisse der Nebenkerne anschließen, schafft unseres Erachtens eine ebenso unliebsame Verwirrung und verschwommene, nichtssagende Begriffe, wie sie vielfach auf einem anderen wichtigen Gebiete der Cytologie, in der Lehre vom „Mikrocentrum" zustande kamen.



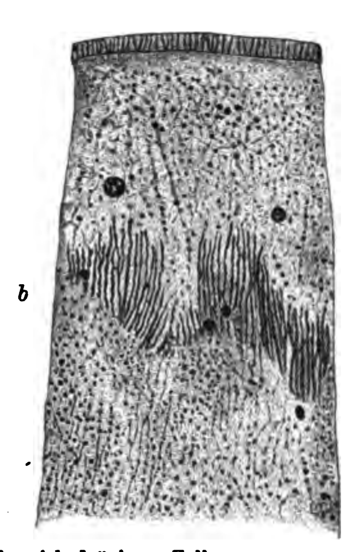


Fig. 96. Beispiele von „Filamenten" in nichtdrüsigen Zellen: *a* Zelle aus dem Embryosack einer Lilie (nach P. und M. BOUIN). *b* Darmzelle des Frosches (nach M. HEIDENHAIN '900).

Wenn man sich auf eine rein objektive Feststellung von gefundenen Tatsachen beschränkt, so wird man vorläufig nur sagen können, daß das Cytoplasma der sekretleeren serösen Drüsenzellen eigentümlich verdichtete und färbbare Basalbezirke besitzt. welche einem bestimmten funktionellen Zustande zu entsprechen scheinen.

Den „Basalfilamenten" schließt sich noch ein weiteres Gebilde an, welches als Gegenstand lebhafter Kontroversen die allerverschiedenste Beurteilung seit seiner Entdeckung durch GAULE, NUSSBAUM, OGATA und der verfehlten Bezeichnung als „Nebenkern" gefunden hat. Der sog. Nebenkern tritt mit besonderer Deutlichkeit in den Pankreaszellen auf, wo er auch zum ersten Male gesehen, dann in ausführlicher Weise zuerst von OGATA geschildert wurde.

OGATA glaubte den Uebertritt der Plasmosomen und der Karyosomen des Kernes in das Cytoplasma der Pankreaszelle nachweisen zu können, wo sie die sog. Nebenkerne bilden sollten. Aehnliche und zum Teil abweichende Befunde wurden dann von STEINHAUS, STOLNIKOFF, LUKJANOFF, PLATNER gemacht. Nach beiden letzteren Autoren soll die Entstehung des Nebenkernes auf eine eigentümliche Abschnürung eines Teils des Kernchromatins zurückführbar sein, wobei nach PLATNER der Vorgang nur als Elimination des Ueberschusses an Chromatin bei sehr intensiver Sekretproduktion aufzufassen wäre (vgl. R. HERTWIG's).

Der Austritt der Plasmosomen durch die Kernmembran wurde nun auch durch die Untersuchungen von NICOLAIDES und MELISSINOS, VER-ECKE, LAGUESSE, HENNEGUY,

---

LAUNOY (Giftzellen der Schlangen), ich konnte deutliche Filamente auch in den „Giftzellen" der Epidermis der Salamanderlarve nachweisen (Fig. 100, 101). Analoge Gebilde wurden von E. MÜLLER auch an sekretleeren Schleimzellen der Sublingualis beschrieben.

Vigier bestätigt. In besonders überzeugender Weise scheinen die Vorgänge im Hepatopankreas des Astacus nach Vigier's Angaben zu sein. Im Gegensatze zu den älteren Autoren, beschreiben die neueren den Austritt der Plasmo- und Karyosomen ohne Ruptur der Kernmenbran, vielmehr durch eine eigentümliche Einfältelung derselben (Fig. 97).

Neben den so bestimmt lautenden Angaben über die nukleäre resp. nukleoläre Herkunft des Nebenkernes, sind jedoch auch andere, neueren Datums zu verzeichnen, welche die Herkunft und Bedeutung des Nebenkernes in einem anderen Lichte erscheinen lassen.

Garnir läßt die Nebenkerne verschiedener seröser Zellen sowohl nukleärer wie cytoplasmatischer Herkunft sein und als einen spezialisierten Teil seines Ergstoplasmas (der Basalfilamente Solger's) erscheinen.

Mouret leugnet in entschiedener Weise die nukleäre Natur der Nebenkerne in den Pankreaszellen verschiedener Wirbeltiere. Zum gleichen Ergebnis gelangt nun auch Mathews in seiner interessanten Arbeit über die Pankreaszelle.

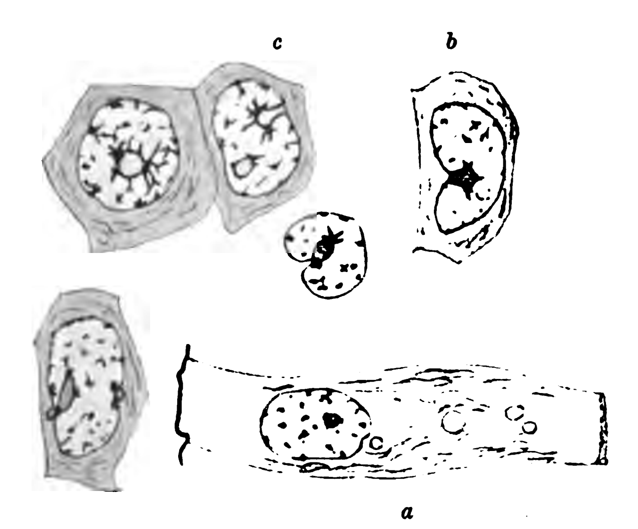


Fig. 97. Verschiedene Stadien des Austrittes der Nukleolen (Plasmosomen oder Pyrenosomen) in das Cytoplasma (Hepatopancreas des Astacus).
a Längsschnitt, die übrigen — Querschnitte durch die Zellen.
Faltung der Kernoberfläche und „Randwinkelstellung“ des Nucleolus (*b* und *c*) im Sinne von Albrecht (vgl. Fig. 9).

In völlig ausgebildeter Form sieht der Nebenkern wie ein dichter Knäuel gewundener und durchflochtener Plasmafäden aus. Das Centrum des Knäuels ist ziemlich homogen und von eigentümlicher Färbbarkeit, die Knäuelfäden verraten in ihrer Färbbarkeit und Zusammenhang, ihre Herkunft aus den Basalfilamenten (Fig. 98).

Auf diesem, in allgemeinen Zügen geschilderten Substrate und Architektur der fermentativen Zellen, spielen sich nun die eigentümlichen Sekretionsvorgänge ab, welche schließlich zur Bildung größerer Mengen von Sekretgranula führen. — Die Vorstufen der Fermente treten in den Zellen, namentlich in den inneren Zonen derselben, als sog. Prozymogenkörnchen oder Granula auf.

Der nackte Tatbestand der Bereitung der Zymogenkörnchen stellt sich nach den neueren, bereits referierten Ermittlungen, folgendermaßen: dem sekretleeren Zustande der Zellen entspricht das Maximum in der Ausbildung des Ergastoplasmas — und umgekehrt — Hand in Hand mit Anhäufung der Zymogenkörner, schwinden die

Ergastoplasmafäden und sind auf der Höhe des Sekretionsstadiums nicht mehr nachzuweisen.

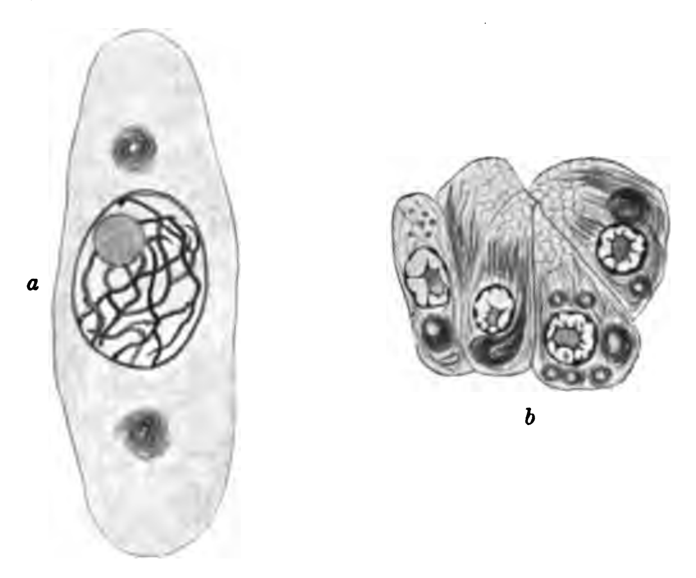


Fig. 98. Ausgebildete Nebenkerne.
a Zelle aus dem Embryosack einer Lilie (nach M. und P. Bouin).
b Pankreaszellen vom Frosch (nach Mathews '99).

Der Kausalnexus, d. h. die Beziehungen des Schwundes der Filamente zur Ausbildung des Zymogens, läßt sich vorderhand nur schwerlich konstruieren und wird vielfach durch Vermutungen ersetzt. Die neuesten Autoren betonen vor allem, daß ein direkter Zerfall der Filamente in Körner mit eventuellen nachträglichen Um-

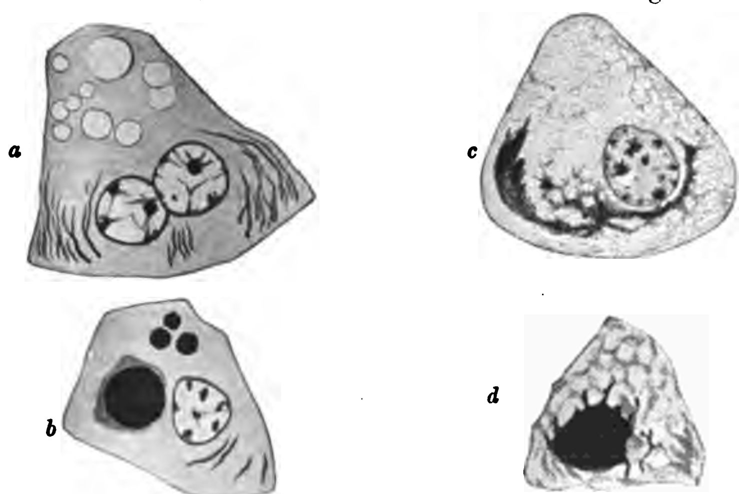


Fig. 99. Schwund der Basalfilamente bei Ausbildung des Sekretes:
a u. *b* Zwei Stadien der Milchsekretion (nach Limon '903).
c u. *d* Parotiszellen mit maximaler Ausbildung der Filamente (*c*) und Schwund derselben (*d*) (nach Garnier '99).

wandlungen der letzteren in die definitiven Granula nie zu beobachten ist (Mathews, Garnier), bei der Klarheit der vorliegenden Bilder könnte ein ähnlicher Vorgang der Aufmerksamkeit kaum entgangen sein: in der Tat, wenn man das unvermittelte Auftreten großer Granula im dichten, auseinanderweichenden Fadengewirr berücksichtigt (Fig. 101) so wird man den Gedanken an einen direkten Uebergang der letzteren in die erstere, wenigstens für manche Drüsenzellen, ausschließen müssen. Es muß somit zunächst dabei bleiben, daß das Zusammentreffen des Schwundes der Basalfilamente mit dem Auftreten der Granula nicht in direkter Beziehung der Ursache und Wirkung stehen kann, sondern durch einige Zwischenglieder miteinander verknüpft erscheint.

Eine nähere Aufklärung über die Bedeutung der ersteren bei den Granulabildungen hat nun Garnier zu geben versucht. Wenn auch die Forschung, soweit sich übersehen läßt, keine der Garnier'schen Schilderung direkt widersprechenden Tatsachen anzuführen vermag, so wird ja mit Oppel zugegeben werden müssen, daß ein guter Teil der Aufstellungen von Garnier's den Charakter geistreicher Hypothesen trägt.

Der Gedankengang Garnier's läßt sich in folgenden Worten zusammenfassen: nachdem die Basalfilamente vom Kerne reichliches chromatisches Material aufgenommen hatten (s. u.), verlassen sie den Kern und widmen sich ausschließlich der Ausarbeitung der Sekretkörner, und zwar in Verbindung mit dem Cytoplasma; sie verteilen auf das ganze Plasmanetz, mit welchem sie ja in Verbindung stehen, die ausgearbeiteten (elaborées) Substanzen, das Plasmanetz wird dementsprechend basophil, es kommt schließlich zu kleinen basophilen Anhäufungen in den Knotenpunkten des Netzes (beschrieben von E. Müller vgl. S. 174 ff.), die Basalfilamente nehmen dagegen dementsprechend immer an Chromatizität und Basophilie ab. Aus den basophilen Granulationen entstehen die ersten Granula oder Körner innerhalb der Maschen, die durch Größenzunahme sich schließlich aus dem Retikulum in die Maschenräume vorbauchen müssen. Es kommt somit im Einklang mit Langley, nach Garnier dem cytoplasmatischen Retikulum eine große Bedeutung für die Ausarbeitung der Granula zu. Das Material für die letzteren, ihre Vorstufen lassen sich dagegen nach Garnier aus einem basophilen, amorphen Stoff ableiten, welcher aus dem Kern heraustretend (s. u.), zuweilen einen Teil des Plasmaretikulums imgrägniert, dasselbe wie ein Drainsystem benutzt und von letzteren in die Prozymogenkörner umgewandelt wird.

Der Vorgang der Entstehung der Zymogenkörner aus den Filamenten der Pankreaszelle stellt sich nach Mathews' Schilderung wesentlich anders. Am Ende einer Sekretionsperiode ist die Zelle völlig frei von Granula oder enthält ihrer ganz geringe Mengen; der ganze Zelleib besteht aus einem dichten Filzwerk verschlungener Filamente. Das erste Erscheinen der neuen Granula an der inneren Zelloberfläche und das Fortschreiten ihrer Bildung gegen die Zellbasis geht nun pari passu mit dem Schwund des Fadenwerkes. „Dieses Zusammentreffen soll nun zur Evidenz ergeben, daß die Zymogenkörner und das Cytomitoplasma der inneren Zone als Produkte der Zersetzung oder Zerfall (Dekomposition) des Fadenwerkes" anzusehen sind (obwohl ein solcher nie zu beobachten ist (vgl. vorige Seite).

Wir sehen somit, daß zwischen beiden Schilderungen eine tiefgehende, prinzipielle Differenz besteht, welche auch durch die übrigen über die Schicksale der Basalfilamente bei der Sekretbereitung angestellten Untersuchungen nicht ausgeglichen wird (vgl. S. 177).

Die große Bedeutung all dieser Befunde ist jedoch darin zu suchen, daß ein Stadium im Leben der Drüsenzellen aufgefunden wurde, wo man von Granula schlechtweg nichts entdecken kann; wir sind somit dadurch in der Erkenntnis der Vorgeschichte der Prozymogenkörner einen Schritt weiter vorgedrungen, als es z. B. durch die Ergebnisse von E. Müller (s. o. S. 174) ermöglicht wurde. Hält man sich somit an den strengen tatsächlichen mikroskopischen Nachweis, so muß der Satz von der ursprünglichen Natur der Drüsengranula als hinfällig erkannt werden.

Wir müssen und können aber auch eine weitere Lücke im ganzen Cyklus der Umwandlungen der Drüsenzellen ausfüllen, wenn wir das erste Auftreten der Basalfilamente selbst zu verfolgen versuchen.

Es gelingt, an den Zellen der Giftdrüsen in der Haut der Salamanderlarven, völlig erschöpfte, sekretleere Zellen zu finden, deren Protoplasma in ihrer auffallend amorphen, homogenen Beschaffenheit in einem auffallenden Gegensatze zu den reichlich entwickelten, stark verfilzten Filamenten der ersteren Stadien der Sekretbereitung steht. Das Gerüstwerk der Drüsenzelle muß somit in diesem Falle in den Vorgängen der Sekretbereitung und Aufstoßung vollständig vernichtet und im Beginne des nächsten Cyklus von neuem aufgebaut werden. Inwiefern diese speziellen Befunde sich auf alle Arten von Drüsenzellen mit Filamenten übertragen und verallgemeinern lassen, muß freilich vorläufig dahingestellt bleiben. Auch über die Art und Weise dieser Restitutionsvorgänge und die Ursachen derselben sind wir vorderhand auf mehr oder minder vage Vermutungen angewiesen. Die Gründe, welche Mathews für analoge Fälle der Pankreaszelle zur Annahme bewegen, daß das ganze Fadenwerk ein Produkt der Kerntätigkeit ist, werden unten erwähnt. Es mag hier hervorgehoben werden, daß die Kerne der Giftzellen des Salamanders eine ganz auffallende Zunahme an Volumen und Chromatingehalt, speziell in dem Zeitpunkte des Auftretens der Filamente aufweisen.



Fig. 100. Zellen aus den Giftdrüsen der Salamanderlarve.
a Reichliche Filamente in den ersten Stadien der Sekretionsperiode.
b Erschöpfte Zelle, das sekretleere Plasma ist völlig homogen und ohne Filamente.

Die von verschiedener Seite in Angriff genommene morphologische und physiologische Erörterung der Basalfilamente ist wichtig genug, um eine objektive kritische Würdigung zu verdienen.

Die filamentösen Strukturen innerhalb seröser Zellen (Pankreaszellen) wurden zum ersten Male von Eberth und Müller, etwas später von Ver-Ecke geschildert. Die Autoren beschrieben einzelne basale, mehr oder weniger scharf individualisierte Filamente, welche bei Zunahme der Zymogenkörner allmählich abnehmen sollten. Auch Mouret faßt die Filamente als die eigentliche Matrix der „Prozymogene" auf.

Solger, welcher die Basalfilamente als erster in der Submaxillaris beobachtet

hatte, und BENSLEY, welcher dieselben in den Hauptzellen der Fundusdrüsen fand, glauben ebenfalls dieselben als Anhäufungen des Prozymogens interpretieren zu müssen. Eine tiefere Bedeutung haben somit die filamentösen Strukturen erst in den Arbeiten der Schule von Nancy erlangt, nachdem GARNIER dieselben in den verschiedensten serösen Drüsen wiederfand und M. und P. BOUIN in der Mutterzelle des Embryosackes der Liliaceen geschildert hatten: „L'apparence filamenteuse de la zone de protoplasma la plus éloignée de la lumière de l'acinus semble être, dans la cellule glandulaire, une structure assez générale: . . . cet espect filamenteux paraît ětré lié à un stade fonctiounell de la cellule. La réaction basique, chromatique, de ces éléments, les relations étroites qu'ils affectent avec les masses nucleaires et surtout avec les noyaux en caryolyse, tous ces caractères nous font supposer que les parties constituantes du noyau ne sont par etrangères à la formation de ces filaments. D'autre part, la continuité manifeste des filaments basaux avec le reste du réseau cytoplasmique nous montre que l'on n'a peut-être sous les yeux qu'une partie différenciée des travées protoplasmiques, un protoplasma, sinon de nature spéciale, au moins plus apte à se charger, en certains cas, de substance à réaction basophile, un protoplasma auquel, par suite, seraient plus particulièrement devolues des fonctions determinées dans la cellule et que, d'accord avec M. u. P. BOUIN nous proposons de nommer „ergastoplasme"; . . . il est permis de supposer qu'ils (les filaments) constituent en quelque sorte, un veritable organe dans la cellule sécrétrice".

Als erstes sollte die Frage beantwortet werden, inwieweit die an den fixierten und gefärbten Präparaten sichtbaren Basalfilamente den natürlichen Verhältnissen der lebenden Zelle entsprechen? Wenn man keine Mühe scheute, um sich am lebenden Objekte von der Anwesenheit der granulären Strukturen zu überzeugen (KÜHNE und LEA, LANGLEY, BIEDERMANN, MÜLLER, HELD u. A.), se wäre es vielleicht um desto eher angezeigt, dieselbe strenge Methodik auch auf die Basalfilamente [1]) anzuwenden; es scheint aber, daß diesbezügliche Beobachtungen noch nicht vorliegen oder viel eher, die Untersuchung der lebenden Zellen wohl deutliche Granulae und zuweilen ein feines intergranulläres Netz, jedoch keinerlei grobfaserige Filamente zu Tage förderte. Die Präexistenz basaler Plasmaverdichtungen in den betreffenden Zellen dürfte wohl kaum ernstlich angesweifelt werden, wohl aber die spezielle Morphologie der Basalfilamente, ihre Beziehungen zum Plasmareticulum, zu den Granula usw. Wenn man die zahlreichen Abbildungen der diesbezüglichen Abhandlungen oder z. B. die Fig. 101 betrachtet, so muß man zugeben, daß viele wichtige Punkte, namentlich die Beziehungen des Fadengewirrs zu den dazwischenliegenden Granulen absolut unbegreiflich bleibt. Die Granula liegen streng genommen in einem leeren, nicht allseitig umschlossenen Raume, das Cytomitom liefert nur sehr unvollständige Scheidewände, welchen häufig plötzlich und unvermittelt abschneiden — dieselben Schwierigkeiten, welchen die Lehre vom Cytomitom im allgemeinen ausgesetzt ist und an welchen sie in vielen Fällen als gescheitert angesehen werden muß, würden im hohen Maße auch in Bezug auf die Filamente der serösen Drüsen ihre Geltung haben — individualisierte Plasmafibrillen, deren Präexistenz in so vielen Fällen direkt nachweisbar ist, werden nur dann denkbar sein, wenn sie innerhalb lamellöser Wände der die Granula umschließenden Waben eingebettet verlaufen. Wir glauben daher, daß man die von verschiedenen Autoren gelieferten Bilder nur so aufzufassen hat, daß ein großer Teil der zum Vorschein kommender Fädchenstrukturen als optischer Ausdruck eines nur sehr unvollkommen fixierten Wabenwerkes auftritt (BÜTSCHLI), die tatsächlich und nachweisbar individualisierten Filamente als lokale Verdichtungen der lamellösen Wände gelten müssen.[2])

Wenn somit schon die Morphologie der Basalfilamente mit gewisser Reserve beurteilt werden muß, so trifft es in noch höherem Maße für die angeblich spezifische Färbbarkeit derselben (Basophilie — EBERTH und MÜLLER, SOLGER, GARNIER, BOUIN, M. HEIDENHAIN u. A.). Die Versuche von A. FISCHER zeigten ja zur Evidenz, in welch großem Umfange die anscheinenden Farbstoffaffinitäten auf physikalisches Absorptionsvermögen zurückgeführt werden müssen, und wie gering die Aussichten auf mikrochemische färberische Reaktionen durch die gebräuchlichen Farbstoffe sein können. Wenn man somit die Chromophilie oder gar Basophilie der Basalfilamente als Beweis ihrer spezifischen Natur oder behufs chemischer Identifizierung mit Chromatin ins Feld führt, so macht man sich eines sehr folgenschweren methodologischen Fehlers schuldig.

---

[1]) MICHAELIS hat allerdings durch vitale Färbungen in lebenden Drüsenzellen kurze Stäbchen dargestellt, die eine, ziemlich entfernte Aehnlichkeit mit Basalfilamenten haben.

[2]) Nach ZIMMERMANN handelt es sich in der Tat, bei sog. Basalfilamenten vielfach um lamellöse Bildungen.

Die tatsächlichen Grundlagen für die Lehre eines spezifischen Protoplasmas, welches mit der Ausarbeitung der Sekrete betraut wäre und als solches auf gleicher Stufe mit dem spezifisch kontraktilen Protoplasma — dem Kinoplasma, als das „Protoplasma superieur" (PRÉNANT) gelten sollte, sind somit vorderhand durchaus nicht genügend.

In den Hypothesen der Schule von Nancy liegt aber ein weiterer schwacher Punkt, ja wie es scheinen will, ein großer Widerspruch: falls man mit GARNIER u. m. A. den Kern als eigentlichen Erzeuger der Prozymogene ansieht und die Basalfilamente als bloße topographische Vermittler, als „Drainsystem" (GARNIER), welches zum Plasmaretikum das Chromatinmaterial zuleiten soll, betrachtet, ist jede spezifische Bedeutung und Charakter derselben als eines Organes, welches selbständig Sekrete „élabore en transformant" eo ipso fast ausgeschlossen. Solange, als man auf dem „chemischen" Standpunkte der Autoren steht und die Färbbarkeit der Filamente auf ihren Chromatingehalt zurückführt, muß man ja umgekehrt die Tatsache konstatieren, daß das zukünftige Prozymogen auf seiner Wanderung den Basalfilamenten entlang keinerlei chemische Veränderung erleidet. Die ganze Lehre vom Ergastoplasma müßte somit an diesem Widerspruch scheitern.

Wenn man somit an einen tatsächlichen Schwund der Filamente nach Maßgabe der Granulaausbildung glaubt, so müßte man sich vorderhand in rein objektiver Weise mit der Feststellung zufrieden geben, daß die Filamente in irgend einer, freilich unbekannten Weise, das Material für die Granula liefern, ohne deswegen im Verhältnis eines „aktiven" Organes zum

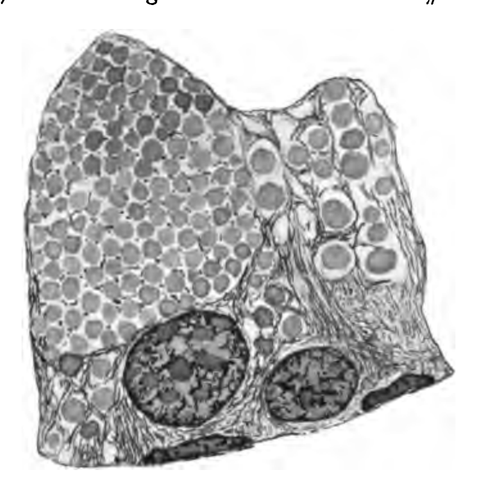


Fig. 101. Sekretzelle aus den Giftdrüsen des Salamanders. Die Sekretgranula zersplittern die Elemente des Fadenwerkes und nisten sich zwischen denselben ein.

passiven Produkte zu stehen. Wir glauben jedoch, daß eine genaue Berücksichtigung der Stadien, in welchen die Granula noch recht spärlich sind, unserer Ansicht über den angeblichen Schwund der Filamente nicht unwesentlich modifizieren müßte. Die ersten, im dichten Filzwerke der Filamente auftretenden Granula drängen die Fibrillenbündel auseinander und nisten sich in den Maschen ein; je zahlreicher und dichter die Granula, desto feiner das dazwischen liegende Retikulum, bei maximaler Anhäufung der Sekretgranula müssen schließlich die Filamente (die ja, unserer Ansicht gemäß, innerhalb lamellöser Wabenwände verlaufen) derartig zersplittert und auf einen weiten Raum verteilt werden, daß man natürlich nicht erwarten kann, die einzelnen Fasern zwischen der Granula vorzufinden (Fig. 101). Ob sie schließlich einem wirklichen körnigen Zerfall anheimfallen, bleibt dahin gestellt, da ja die Bilder, wie Fig. 101 von Fixationsartefaktien durchaus

nicht frei sein können, ein wirklicher Materialverbrauch der Filamente bei der Granulabildung braucht aber keinesfalls statt zu finden.

Auch die Beziehungen der Basalfilamente der Drüsenzellen zu morphologisch ähnlichen Bildungen in vielen drüsigen und nicht drüsigen Epithelien bedürfen einer näheren Aufklärung. Es sind hauptsächlich die sog. basalen Strichelungen der Nierenepithelien und der Speichelröhren verschiedener Drüsen der Wirbeltiere, dann aber stark ausgeprägte Filamente in den verschiedensten Epithelien der Wirbellosen, die hier in Betracht kommen. Daß namentlich letztere Gebilde mit der sekretorischen Tätigkeit nichts zu tun haben, sondern eher als statische Organoide der Zelle aufzufassen wären, wird von manchen Autoren, z. B. VIGNON, auf das entschiedenste behauptet (vgl. Kap. I).

Auch der Zusammenhang der von HEIDENHAIN beschriebenen Gebilde mit dem Ergastoplasma von GARNIER wird vom letzteren Autor, und zwar mit Recht, in Zweifel gesetzt (Fig. 96 b).

Es bleiben nun auch die Beziehungen der Mitochondria von BENDA zum Ergastoplasma zu besprechen. Der Autor selbst glaubt beide Gebilde mit ziemlicher Sicherheit identifizieren zu können. Wenn wir jedoch seine Befunde näher betrachten, so erweist sich eine derartige Zusammenstellung als Quelle heilloser Konfusion: indem die Mitochondria nach BENDA spezifische Bestandteile zahlreicher Zellenarten (namentlich der Samenzellen sein sollen) und als solche einerseits in Beziehung zu motorischen Erscheinungen der Zellen, andererseits zu Sekretionsprozessen innerhalb derselben gebracht werden sollten, verlieren wir bei ihrer Identifizierung mit dem Ergastoplasma jede scharfe und logische Charakteristik des letzteren. Wenn man schließlich alle fraglichen Gebilde als dem Protoplasma supérieur (PRÉNANT) hinzugehörend subsumiert, so wird der Begriff zu allgemein, um wirklich faßbare und präzise Vorstellungen mit sich verknüpfen zu lassen.

Trotz der vielen scheinbaren und tatsächlichen Divergenzen der vorgebrachten Auffassungen über die granuläre Sekretbildung sind denselben auch einige gemeinsame Züge von grundlegender Bedeutung eigen, und zwar die Annahme der Abstammung der flüssigen oder verdünnten Sekretgranula und Vakuolen aus relativ konzentrierten, kleinen geformten Bestandteilen und Elementen des Zelleibes — seien es Granula oder Filamente — rein cytoplasmatischer oder rein nukleärer oder gemischter Herkunft.

Eine zweite, eigentlich sehr nahe liegende Möglichkeit blieb merkwürdigerweise bis jetzt fast unberücksichtigt: die Entstehung der Sekretgranula durch Kondensation und Umwandlungen innerhalb der als flüssig anzunehmenden Interfilarmasse resp. dem Enchylemma des Retikulums oder des Wabenwerkes. Solange als man einem fadig netzigen Baue auch des Drüsenplasmas huldigt, ist es erklärlich, daß eine aktive Beteiligung der Interfilarsubstanz an der Körnerbildung nur wenig Anklang findet. Wenn man jedoch die schwerwiegenden, gegen ein offenes Netz von BÜTSCHLI vorgebrachten Gründe berücksichtigt, und das Enchylemma oder die flüssige Grundsubstanz als in kleine, durch kolloidale Wände abgeschlossene Räume gesondert betrachtet, so gewinnt die hier in Erwägung gezogene Möglichkeit sehr viel an Wahrscheinlichkeit. Es wird noch aus dem weiteren ersichtlich, von wie großer theoretischer Bedeutung eine

Entscheidung in dem einen oder anderen Sinne werden könnte, obwohl auch die Möglichkeit vorliegt, daß eine Verallgemeinerung sich überhaupt als nicht durchführbar erweist, daß Fälle von Sekretbildung aus geformtem Material ebensowohl wie aus der Interfilarmasse, resp. aus dem Enchylemma vorliegen. Es lassen sich vielleicht in diesem Sinne die älteren, grundlegenden Beobachtungen von Langley an lebenden Serösen- und Schleimdrüsenzellen verwerten. Die Maschen des Retikulums sollen nach letztgenanntem Autor von einer hyalinen Substanz ausgefüllt sein, dessen Produktion mit der Tätigkeit des Retikulums in Beziehung stehen. Innerhalb der hyalinen Substanz scheinen aber ihrerseits die eigentlichen Sekretgranula zu entstehen.

Von neueren Autoren scheinen nur Kolossow und Mathews an die Möglichkeit der Beteiligung der Interfilarsubstanz (des Zellsaftes, Mathews) an der Bildung der Sekretgranulationen, gedacht zu haben, obwohl die Frage nicht näher erörtert wurde.

Wir glauben, daß die mit großen Sekretkörnern völlig ausgefüllten Drüsenzellen, wie sie so vielfach bei Wirbellosen (z. B. Anneliden), aber auch bei Wirbeltieren (Giftdrüsen der Amphibien) vorkommen, eine Beteiligung der Interfilarsubstanz an der Sekretbildung zur Notwendigkeit machen. Von besonderer Wichtigkeit scheint uns der Umstand zu sein, daß die Sekretkörner in diesen letzteren Fällen ganz unvermittelt innerhalb des dichten Filzwerkes entstehn und nie aus kleineren Dimensionen emporwachsen, sondern sofort in ihrer definitiven, recht beträchtlichen Größe auftreten (vgl. die Genese der Dotterplättchen und Kap. IV).

Die weite Geltung des granulären Typus der Sekretion tritt am deutlichsten hervor, wenn wir, abgesehen von den bereits geschilderten Ferment- und Giftprodukten, die Entstehung einiger, an den Extremen

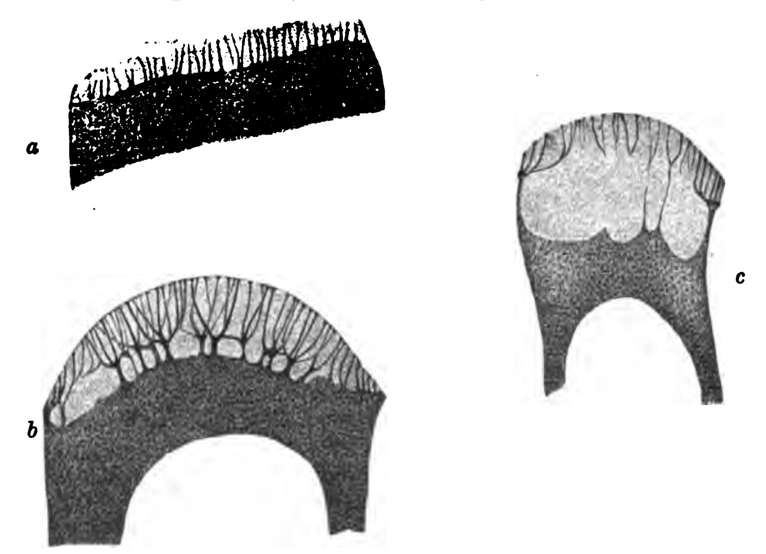


Fig. 102. 3 Stadien der Bildung der Theka (Schleimpfropf) in den Darmepithelien des Tritons. (Nach M. Heidenhain '901.)

der sekretorischen Tätigkeit stehenden Produkte in aller Kürze zu schildern versuchen; wir beschränken uns auf die Schilderung der Sekretion der Kalksalze und des Schleimes.

Es ist nun sehr merkwürdig, daß die Ausarbeitung der eben bezeichneten Produkte im Gegensatz zur Fermentbereitung nicht in allen Fällen einen typischen, schematischen Weg einhält, sondern, je nach Zellenart und nach Intensität der Sekretprodukten in sehr verschiedener Weise vor sich geht.

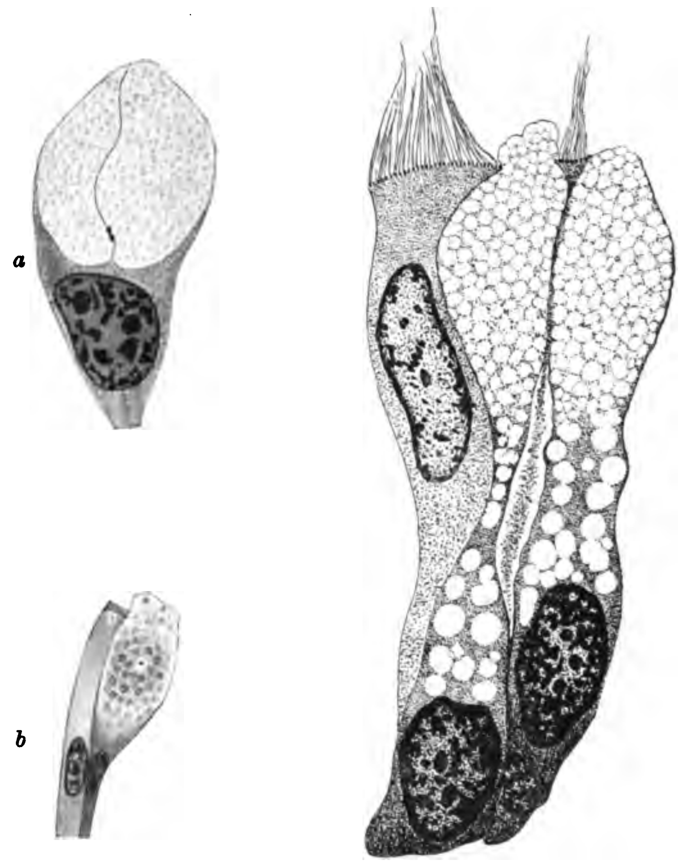


Fig. 103. Fig. 104.

Fig. 103. Schleimbecher mit Sekret prall geladen.
a Salamanderlarve. Im Schleimpfropf ein durchgehender Plasmafaden mit einem Diplosom (Centralkörper) (nach JOSEPH '901).
b Aus dem Ileum des Menschen; deutliche Mucingranula, im Centrum ein Centralkörper (nach K. W. ZIMMERMANN '97).

Fig. 104. Schleimbecher aus der Nasengrube einer älteren Salamanderlarve. Infolge Auflösung der Mucingranula ist ein exquisit wabiges Bild des Zelleibes entstanden. Im basalen Teil der Zelle größere, zum Teil konfluierende Blasen mit nicht gerinnbarem Inhalt.

Das variable Verhalten findet seinen deutlichsten Ausdruck in den verschiedenen Formen der Schleimsekretion. Die Produktion des Schleimes ist wohl die einzige Form einer echten Sekretion, welche

unter abnormen Reizzuständen nicht nur von den spezifischen, diesem Zweck geweihten, sondern höchstwahrscheinlich auch von gewöhnlichen, nicht drüsigen Elementen zustande gebracht werden kann. Es scheint somit, daß das eigentümliche Glükoproteid, welches mit dem Namen Mucin belegt wird, u. U. von jedem Protoplasma abgespalten werden kann. Es tritt dementsprechend auch normalerweise die Mucinbildung unter sehr differenten morphologischen Typen auf: für typische Schleimzellen der großen Schleim- und Speicheldrüsen, für die einzelligen Schleimdrüsen — sog. Schleimbecher, werden schon von den älteren Autoren — F. E. Schultze, R. Heidenhain, Langley, Paneth u. A. als Ausgangspunkt der Sekretbereitung, distinkte scharf konturierte sog. Mucinogengranula geschildert, welche erst durch bestimmte Umwandlungen und starke Quellung das definitive, flüssig zähe Sekret liefern sollen. Durch Quellung und dichte Anlagerung der Mucingranula aneinander, liefern in der Regel die schleimgefüllten Zellen ein exquisites Bild einer pseudoalveolären oder netzigen Struktur. Die Verschleimung scheint jedoch, namentlich innerhalb der Becherzellen auch höhere Grade zu erreichen; der ganze Schleimpfropf, die sog. Theka der Becherzelle, erscheint nun wie ein einziger großer Schleimklumpen, ohne nachweisbare Reste des ursprünglichen Plasmaretikulums.[1])

Eine grundverschiedene physiologische Verschleimung der oberflächlichen Partien des Darmepithels der Amphibien wurde neuerdings von M. Heidenhain, Vignon geschildert (Fig. 102). Der Ausgangspunkt der schleimigen Teile der Zellen sollen in diesen Fällen die Cutikularbesätze der Zellen sein; indem sich zwischen den einzelnen Stäbchen der Cutikula zunächst geringe, dann größere Mucinmengen anhäufen, kommt es schließlich zu vollständiger Einschmelzung der ursprünglichen Elemente, ohne jedes granulare Zwischenstadium.

Die Ausscheidung der Kalksalze ist ein außerordentlich weit verbreitete Phasis des Stoffwechsels der Zelle, sowohl der tierischen als der pflanzlichen.

Indem sie in einigen Fällen unleugbar als Resultat einer regressiven Metamorphose oder gar partieller oder totaler Nekrose, — wie z. B. in zahlreichen krankhaften Prozessen — auftritt, wird sie wiederum in anderen Fällen von außerordentlicher Bedeutung zur Entstehung verschiedener Stützgebilde, Knochen der Wirbeltiere, Schalen der Mollusken usw. Die Ausarbeitung der Kalksalze durch das Protoplasma wird somit durchaus nicht in allen Fällen mit einer Ausscheidung oder räumlichen Trennung derselben von dem Zellplasma verbunden sein, wie das namentlich bei der Ossifikation der Fall ist. Es findet aber andererseits in sehr zahlreichen Fällen eine Ausscheidung der Kalksalze in eigentümlicher krystallinischer Form, sowohl in das Zellinnere, wie auch nach außen, als Sekretionsprodukt. Das bekannteste Beispiel der ersten Art aus dem Pflanzenreich dürften die verschiedenen sog. Rhaphiden und andere, zum Teil recht komplizierte Konkretionen der Oxalate sein.

---

[1]) Von Steinhaus wurde das erste Auftreten des Schleimpfropfes (der Theka) in den Becherzellen auf degenerative Prozesse im Zellkerne zurückgeführt. Diese Schilderung fand jedoch seitens Paneth eine scharfe, scheinbar berechtigte, Zurückweisung.

Innerhalb der tierischen Zellen tritt uns zunächst die unendliche Mannigfaltigkeit der intracellulären Kalkskelette der Protozoen entgegen. Diesen letzteren, wie den ähnlichen Kiesel- und Hornskeletten kommen jedoch konstante, harmonische, architektonische Charaktere hinzu, welche dieselben auf die höhere Stufe der Produkte der histogenetischen Tätigkeit der Zelle stellen und ihre Einreihung unter den Erscheinungen des Stoffwechsels aus mehreren Gründen sehr mißlich erscheinen lassen; solange, als der Chemismus des Auftrittes der Kalksalze innerhalb der Protoplasmas uns noch völlig verborgen bleibt, wäre es in der Tat ganz bedeutungslos, nach gemeinsamen morphologischen Prozessen bei der Entstehung der Kalkskelette und beim Auftreten der Kalksalze als ungeformtes Sekretions- oder Abspaltungsprodukt des Plasmas zu suchen.

Die Ausscheidung der Kalksalze nach außen, vorwiegend zur Bildung der Schalen der Mollusken und Eischalen der Sauropsiden ist eine, in cellulärer Umsicht noch fast unberührte Frage. Es scheint in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle zur Ausscheidung einer, noch unbekannten organischen, nicht krystallinischen Verbindungen des Kalkes (Kalkalbuminaten) zu kommen, welche erst außerhalb des Zelleibes die spezifischen Krystallisationsbildungen mit organischer Grundlage erzeugen (vgl. Biedermann u. A.). Es sind jedoch auch echte Kalkdrüsen beschrieben worden, welche in ihren Zellen kleine, nicht krystallinische kalkhaltige Globulite enthalten.

Eine eigentümliche Art von Kalkproduktion findet bei den Erdwürmern statt, bei welchen der Kalk in das Darmlumen ausgeschieden wird, um angeblich die Säuren des Darminhaltes zu neutralisieren (Darwin). Die Kalksalze ($CaCO_3$) treten hier in Form kleinster globulitischer Krystalle in den Knotenpunkten des Plasmaretikulums auf und ragen bei ihrem Weiterwachstum in die Wabenhöhlen hinein, welche schließlich von denselben ganz ausgefüllt und gedehnt werden; es läßt sich allerdings nicht mit Sicherheit feststellen, inwieweit sich am Wachstum der Krystalle das Plasmaretikulum oder auch das Enchylemma der Wabenhöhlen beteiligt (Harrington). Es scheint, daß die Kalkglobuliten, auch in diesen Fällen, wie wohl allgemein, von einem organischen Stroma durchsetzt und umgeben werden.

Eigentümliche Kalkzellen finden sich auch in der Leber vieler Landmollusken (Barfurth, Biedermann, Moritz u. A.). Der phosphorsauere Kalk derselben tritt in Form kleiner, runder Granula auf, welche sich im Beginn in Hämatoxylin lebhaft färben, später jedoch wie farblose Bläschen mit dünner farbloser Rinde aussehen.

Diese Kalkkörper sind allerdings nicht als echte Sekretionsproprodukte zu betrachten, da sie, wie aus Barfurth's Untersuchungen sich ergibt, als Kalkvorräte zur eventuellen Neubildung oder Ergänzung der Kalkschale gepeichert und in noch unbekannter Weise im Notfalle direkt in die Körpersäfte abgegeben werden müssen.

Wenn wir die verschiedenen bis jetzt geschilderten Typen der Sekretbereitung überblicken, so war vor allem, trotz der Verschiedenheit im Chemismus und Aggregatzustande der Sekretionsprodukte, der eine wichtige Zug — die Sekretausscheidung in kleineren und größeren, scharf zirkumskripten Räumen — allen gemeinsam. Wenn bei wei-

terer Sekretanhäufung vielfach auch das eigentliche Zellplasma — die intervakuoläre, resp. intergranuläre Substanz — vielfach einer regressiven Metamorphose anheimfallen kann und vielleicht mit dem Sekrete oder als Sekret mit ausgeschieden wird, so dürften wenigstens die ersten Stadien des Verhältnisses der sekretbereitenden Anteile des Zelleibes zum Sekret selbst, bei diesem Modus scharf definiert vorliegen.

Im Gegensatze dazu stehen diejenigen Drüsenzellen, bei welchen das Sekret nicht als Erzeugnis der vitalen Tätigkeit des intakt bleibenden Zellplasmas, sondern als Umwandlungs- oder Zerfallsprodukt eines Teiles selbst des letzteren oder u. U. der ganzen Zelle erscheint (holocriner Typus von RANVIER). Einen tieferen Sinn und Bedeutung kann jedoch diese Unterscheidung erst dann erlangen, wenn die Streitfrage über die vitale Bedeutung und Dignität der Granula (resp. Vakuolen) im Vergleich zur Intergranularsubstanz (resp. Wabenwänden) einen festen Boden gewinnt, und was das wichtigste ist, wenn wir den ganzen Cyklus des Vorganges der Sekretbereitung ins Auge fassen. Als erstes, notwendiges Glied derselben müssen uns jedoch die Vorgänge der Aufnahme der zu verarbeitenden Stoffe seitens der Drüsenzelle erscheinen. Wenn wir mit ALTMANN (und soweit man verstehen kann, mit BENDA, MÜLLER, HELD, HEIDENHAIN u. A.) in den Granula die eigentlichen sekretbereitenden lebenden Organe, den Hauptbestandteil des Plasmas erblicken und, was namentlich wichtig erscheint, dieselben gleichzeitig als Vorstufen des Sekretes betrachten, muß konsequenterweise das von der Zelle aufgenommene, zur Sekretbereitung bestimmte Material vorerst in die **lebende** Substanz der Granula verwandelt werden. Diese lebende Substanz fällt dann bestimmten Metamorphosen anheim, welche dieselbe in Sekretprodukte verwandeln.[1])

Es wäre unter diesem Gesichtspunkte die oben angedeutete Sonderung der Drüsen in merocrine und holocrine eine nur graduelle und in Bezug auf die prinzipiellen Fragen ziemlich belanglose, da ja in beiden Fällen ein Aufbau der aufgenommenen Nahrungsstoffe zur lebenden Substanz und ein nachträglicher partieller oder totaler Abbau der letzteren zum Sekretionsprodukte anzunehmen wäre.

Wenn man dagegen in der Intergranularmasse das eigentlich Lebende der Drüsenzelle erblickt[2]) (BÜTSCHLI), so ist damit ein prinzipieller Gegensatz von sehr weittragender biologischer Bedeutung geschaffen, oder ermöglicht. Die Granula, Vakuolen usw. sind nun in allen Stadien ihrer Existenz **nicht** lebende Gebilde — Bildungsstätten der verschiedensten chemischen Umwandlungen, welche wohl unter fermentativem Einflusse der lebenden Intergranularsubstanz geleitet werden. Die aufgenommenen

---

[1]) „Beim produktiven Stoffwechsel nehmen die kleinen Granula die zugeführten Nährstoffe auf und wachsen unter Assimilation derselben zu großen, reifen, nicht mehr vitalen Stoffwechselkörnern heran, welche bestimmt sind, die Mutterzelle zu verlassen.“ (ALTMANN.)

[2]) Diese Unterscheidung kann allerdings rein illusorisch werden, wenn man mit ALTMANN auch in der Intergranularsubstanz weitere, eventuell ultramikroskopische Granula vermutet, die ganz allmählich in die mikroskopischen granulären Gebilde übergehen sollen; es muß somit stets an eine, zwischen der Granula resp. den Vakuolen gelegene, von den letzteren spezifisch verschiedene Substanz gedacht werden.

Nahrungsmaterialien brauchen nun gar nicht von der lebenden Substanz assimiliert (d. h. ebenfalls „lebend" gemacht werden) zu werden, da ja letztere nicht stofflich, sondern dynamisch tätig ist und ihre Verluste oder Verbrauch in gar keiner Parallele zur Sekretbereitung stehen. Nicht die lebende Substanz würde somit in Sekret verwandelt, sondern die von außen aufgenommenen Materialien von derselben in speziellen Arbeitsstätten — den Vakuolen, resp. den Granula — in verschiedenster Weise umgewandelt.

Inwieweit die schon jetzt vorliegenden Tatsachen und Kenntnisse uns zu einer ganz bestimmten Stellungnahme zugunsten der einen oder der anderen Auffassung berechtigen, wird wohl nicht zu

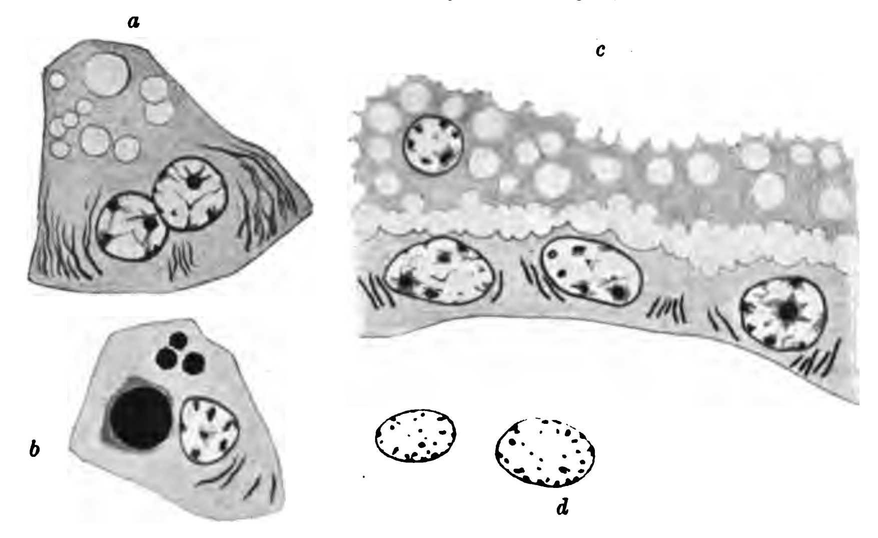


Fig. 105. Sekretions- und Exkretionsvorgang in der Milchdrüse (nach LIMON '903).
a Erste Stadien der Sekretbereitung (maximale Ausbildung der Basalfilamente).
b fettige Degeneration eines Kernes.
c Exkretionsvorgang. Abstoßung eines Teiles des Zelleibes.
d Chromatinarme Kerne der erschöpften Zellen.

entscheiden sein. Wenn auch sehr viele Tatsachen eher zugunsten der letztgeschilderten Anschauung sprechen, so dürfte kaum stark genug vor einer voreiligen Verallgemeinerung gewarnt werden, da ja auch vor allem der Definition selbst des Lebenden so viel Willkür und Unklarheit anhaftet.

In hohem Grade wichtig und interessant ist es dagegen, den im vorhergehenden besprochenen „merocrinen" Sekretionstypus, einer Klasse anderer, zum „holocrinen" Typus (RANVIER) hinzugehöriger Drüsenzellen gegenüberzustellen. Der Verlust an der eigentlich lebenden Substanz, am Protoplasma, ist in diesen Fällen unbestreitbar und bildet zuweilen sogar das Wesen des Sekretionsprozesses selbst. Am klarsten tritt wohl dieser Vernichtungsvorgang der Drüsenzelle in den sog. Talgdrüsen der Säugetiere, wahrscheinlich aber auch bei der Sekretion der Milch, verschiedener Cutikularprodukte usw. auf (vgl. Fig. 105 und Kap. V B über Exkretion).

Die Beteiligung des Kernes resp. seiner Einzelbestandteile an den Vorgängen der Sekretbereitung bildet eine bis jetzt noch viel umstrittene und zweifelsohne sehr wichtige Frage. Obwohl die Ermittlungen der letzten Jahre unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete um so manches gefördert haben, ist aus der tieferen Einsicht in das Wesen der technischen Methoden auch manches Bedenken gegen die Richtigkeit der Deutung vieler Beobachtungen und Schlußfolgerungen erwachsen.

Von den, bereits älteren Angaben R. Heidenhain's über verschiedene Chromatizität der Kerne nach dem Funktionsstadium abgesehen, ruhte die Frage in Bezug auf viele fermentbereitende Drüsen, wurde aber umso eifriger speziell bei denjenigen diskutiert, welche Nebenkerne besitzen (s. o.). Daß man dem heutigen Stande des Problems am meisten gerecht wird wenn man die Verschiedenheit des Charakters und auch der Herkunft der Nebenkerne zugibt, wurde bereits oben hervorgehoben. Es kann somit als Tatsache angesehen werden, daß die Kerne der fermentativen Drüsen (welche uns vorläufig allein interessieren) gewisse Bestandteile, namentlich vorwiegend echte Nukleolen (Plasmosomen) in die Zellsubstanz heraustreten lassen, wo dieselben verschiedenen Veränderungen, eventuell auch degenerativen Prozessen unterliegen.

Die neueren Autoren, namentlich wiederum Garnier, Carlier und Launoy, wollen aber zum Teil im Anschluß an die älteren clapischen Befunde R. Heidenhain's, eine viel direktere und vielseitigere Beteiligung des Kernes an der Sekretbildung gesehen haben; sie schickten vor allem die wichtige Tatsache voraus, daß das Volumen der Kerne in ganz auffallender Weise, bei künstlicher Reizung der Drüsen (Pilokarpinisierung) bis auf das 5 fache des Ursprünglichen wachsen kann. Gleichzeitig nehmen auch seine Nukleolen an Volumen zu und geben schließlich auf dem Wege der Diffusion ihre chromatische Substanz dem Kernsaft ab. Dieser Zeitpunkt fällt eben mit den intimsten Beziehungen der Basalfilamente zum Kern zusammen; indem der Kern den letzteren, wie bereits oben angedeutet, den größten Teil seiner chromatischen Substanz abgibt, nimmt derselbe an Volumen um ein ganz bedeutendes ab. Die Substanzabgabe seitens des Kernes geht zuweilen so intensiv vor sich, daß nach Garnier's Angaben, in der Nähe des Kernes im Cytoplasma eine chromatisch gefärbte Wolke entsteht. Nach Vollendung dieser „Excretion nucleaire“ (Nicolas) wird das ursprüngliche Chromatingerüst allmählich aufgebaut. Eine wichtige weitere Erscheinung der Kerntätigkeit ist die von sehr zahlreichen Autoren[1]) beobachtete amitotische Teilung desselben in den Drüsenzellen. Die Hauptbedeutung dieses Vorganges wird mit Garnier in der damit verbundenen Oberflächenzunahme des Kernes und seiner besseren Ausnutzung für das Ergastoplasma zu suchen sein.

Zu wesentlich gleichen Ergebnissen kommt auch Carlier in Bezug auf Magendrüsenzellen der Tritonen. Auf Grund der Volumzunahme und Abnahme und Schrumpfung der Kerne in verschiedenen Funktionsstadien, und namentlich des Wechsels der Chromatizität, des Verbrauches des Lanthanins während der Drüsentätigkeit, des angeblich konstanten Ausstoßungsvorganges der Nukleolen, glaubt auch Carlier, daß der Kernsaft chemische Veränderungen während der Zelltätigkeit eingeht und mit der Bildung des Prozymogens betraut

[1]) Vgl. Garnier, Cadé u. A.

ist. Dasselbe soll in flüssiger Form in das Cytoplasma übergehen und sich in der Nähe des Kernes anhäufen. Die Wiederherstellung des Kernes erfolgt durch Eintreten von Substanzen aus dem Cytoplasma, welche sich wahrscheinlich mit Nukleinsäure im Kernsaft verbinden und das Lanthanin bilden.





Fig. 106. Parotiszellen in zwei Funktionsphasen (nach GARNIER '99).
a Kern mit deutlichem Chromatingerüst und reichlichem Ergastoplasma.
b Diffuse Hyperchromasie des Kernes und Austritt des Chromatins in den Zelleib.

Es ließen sich hier auch die sehr intteressanten Ausführungen von L. HUIE über die Drüsenzelle der Drosera verwerten, wenn nicht die Eindeutigkeit der Bilder durch das Nebeneinandergehen zweier getrennter Prozesse, Fermentausscheidung und Peptonresorption getrübt würde (vgl. S. 117).



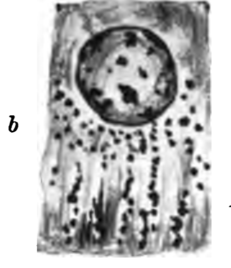


Fig. 107. Zellen der Speichelröhren der Parotis:
a Austritt des Kernchromatins und Imprägnation der Filamente.
b Zerfall der chromatischen Substanz und Hervortreten der blassen Filamente.
(Nach GARNIER '99.)

Auf einer wesentlich breiteren Basis dürfte jedoch die Erforschung der Beteiligung des Kernes an der Fermentbereitung beruhen, wenn wir, abgesehen von den rein morphologischen, durchaus nicht eindeutigen Erscheinungen in der tätigen Zelle, sowohl den chemischen Charakter der ausgeschiedenen Fermente, als auch die allgemeinen biologischen Eigenschaften der Kerne mit in Betracht ziehen. In erster Hinsicht dürfte es von besonderer Wichtigkeit erscheinen, daß sehr viele Fermente, namentlich die Oxydationsfermente (JAQUET), Fibrinfermente (HALLEBURTON, PEKELHARING) auch angeblich das Pepsin (SCHUMOW-SIMANOWSKI, PEKELHARING) Nukleoproteide sind, was für ihre Abstammung aus dem Chromatin sprechen dürfte.

Eine wirklich strenge chemische Ableitung der Fermente aus gewissen Zellbestandteilen gehört jedoch noch der Zukunft.

Von größerem Interesse sind dagegen die allgemein biologischen Erwägungen von MATHEWS in Bezug auf die Bedeutung des Kernes

bei der Sekretion; nachdem derselbe die nukleoläre Herkunft der Nebenkerne völlig leugnet, negiert er auch jede direkte Beteiligung des Kernes an der Zymogenbereitung (entgegen MACALLUM u. A.), da er weder in den unbedeutenden Lageverschiebungen des Kernes, noch in den wenig konstanten Veränderungen des Chromatingehaltes, genügende Anhaltspunkte für eine derartige Annahme findet.[1])

Er sucht dagegen das Schwergewicht der Kerntätigkeit auch bei der Sekretionsarbeit auf seine Bedeutung als Centrum des „synthetischen Metabolismus“ der Zelle zu verlegen (vgl. S. 161).



Fig. 108. Pankreaszelle des Nekturus: Zahlreiche Basalfilamente endigen in den oberflächlich gelegenen Chromatinbrocken. (Nach MATHEWS '99.)

Die Beteiligung des Chromatins soll sich dementsprechend in einer Neubildung des Cytomitoms äußern, welches während der vorhergegangenen Zymogenbildung aufgebraucht worden ist.[2]) Abgesehen von allgemeinen Erwägungen über die Eigenschaften des Chromatins, kann jedoch MATHEWS als einzige Stütze seiner Ansicht die Beziehungen der Plasmafilamente zu den Chromatinbrocken anführen. Die ersteren sollen in allen Fällen, wo ihr Ende nachweisbar ist, sich direkt Chromatinmassen anschließen. Ob die von MATHEWS gelieferten Bilder tatsächlich die Beweiskraft beanspruchen dürften, welche denselben vom Autor selbst beigemessen wird, ist etwas zweifelhaft (Fig. 108). Es ist jedoch höchst bedeutungsvoll, daß eine sorgfältige, vergleichende Untersuchung der Pankreaszellen mehrerer Tiere ein negatives Ergebnis in Bezug auf Aenderungen des Kernes, im Gegensatze zu den Befunden anderer Autore bei anderen fermentativen Zellen ergibt. Diese Tatsache, wie auch die Befunde von THEOHARI und CADÉ an den pepsinonogenen Hauptzellen der Fundusdrüsen, müssen uns entschieden zu einer gewissen Vorsicht in der Beurteilung und Deutung sämtlicher auf eine stoffliche Betätigung der Kernstoffe resp. ihren direkten Aufbrauch bei der Zymogenbereitung weisender Untersuchungen mahnen.

Abgesehen von den Bestandteilen des Chromatingerüsts, wurde in der neueren Zeit von einigen Autoren die Betätigung der Nukleolen bei der Sekretbereitung wiederum in den Vordergrund geschoben. Unabhängig von der viel diskutierten Beteiligung der Nukleolen an der Bildung des Nebenkernes, oder sogar einer Identifizierung beider,

[1]) Sehr schwerwiegende negative Befunde in Bezug auf die Tätigkeit des Kernes bei der Sekretbereitung finden sich in den Untersuchungen VAN GEHUCHTEN's über die Intestinaldrüsen der Ptychoptera contamminata vor (vgl. S. 202 Fig. 112). Obwohl die ganze Morphologie der Sekretbereitung und Ausscheidung innerhalb dieser Zellen von den bis jetzt betrachteten bedeutend abweicht, müssen ja dieselben in Anbetracht des chemischen Charakters ihres Sekretes — höchstwahrscheinlich eines peptischen Fermentes — mitberücksichtigt werden.

[2]) Das Chromatin soll eine komplexe Substanz, wahrscheinlich ein Nukleoalbumin entstehen lassen (Cytomitom), welches in zwei Komponenten, Granula und Retikulum (?) zerfallen soll (MATHEWS).

glaubte man direkte Umwandlungen des Nucleolus sowohl intra- als extranukleär nachgewiesen zu haben. Nach einer Zusammenstellung von LAUNOY kann die Beteiligung des Nucleolus an der sekretorischen Tätigkeit sich in folgender Form äußern: a) Teilung des Nucleolus, ohne nachträgliche Amitose; b) feine Zerstäubung des Nucleolus oder seiner Teilhälften; c) Entstehung eigentümlicher nukleolärer Vakuolen mit acidophilem Inhalt, dessen allmähliche Umwandlung in Sekretgranulationen zuweilen deutlich verfolgbar ist (s. u.); d) die sog. Pyrenolyse — spurlose — Auflösung der Nukleolarsubstanz im Karyoplasma.

Eine etwas eingehendere Besprechung verlangt die Entstehung der nukleolären Vakuolen. VIGIER sah in den Hautdrüsen der Tritonen im Beginne der Sekretion in vielen Zellkernen größere und kleinere, dem Nucleolus angelegte Vakuolen.[1]) Es scheint, daß sie bei ihrem Weiterwachstum sich schließlich in Anhäufungen von Sekret-

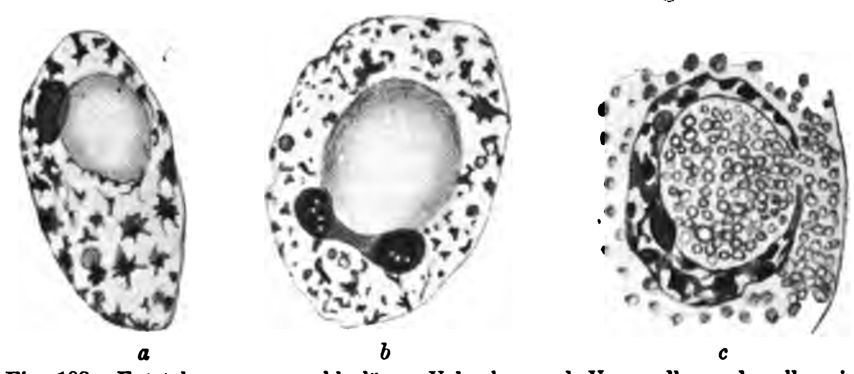


Fig. 108. Entstehung von nukleolären Vakuolen und Umwandlung derselben in Sekretgranulationen in den Hautdrüsen des Tritons. (Nach VIGIER '901.)
a, b Die Vakuole rein intranukleär.
c Die mit Sekretgranulationen gefüllte Vakuole hat den Kern durchgebrochen.

granula verwandeln, welche schließlich den Kern verlassen, um im Cytoplasma weitere Veränderungen zu durchlaufen (vgl. auch LAUNOY). Mme PHISALIX beschrieb nicht unähnliche Vorgänge in den Kernen der Giftdrüsen des Salamanders. Die Chromatinbalken sind hier auf bestimmten Stadien röhrenförmig gestaltet; in den Höhlungen derselben sollen die Sekretgranulationen entstehen, die dann in größere Kernvakuolen und von da in das Cytoplasma heraustreten.

Es ist eine durchaus unberechtigte und verführende Fragestellung, wenn man die Betätigung des Kernes an der Sekretbereitung im allgemeinen, ohne Rücksicht auf die chemische Beschaffenheit des Sekretes in Betracht zieht und die an einer Zellenart gewonnenen Ergebnisse auf die anderen überträgt, wie namentlich vielfach in Bezug auf Zellen mit proteolytischen Fermenten einerseits und verschiedenen Giftzellen andererseits, geschehen ist. Es wurde bereits hervorgehoben, daß wir in dem Sekretionsvorgange der proteolytischen Enzymen wohl nur eine spezielle Steigerung und Modifikation der, ursprünglich allen Zellen zukommenden Fähigkeit der Verdauung zu erblicken haben. Wenn wir somit aus der Betrachtung der intra-

[1]) BALBIANI beschrieb, wohl als erster ('64), die Entstehung und periodische Entleerung nach außen nukleolärer Vakuolen in einigen Keimbläschen.

cellulären Verdauung einige Anhaltspunkte zur Betätigung des Kernes an der Sekretbereitung auch gewonnen hätten, so wird es schon fast a priori zu erwarten sein, daß solche auch bei der intensiveren Tätigkeit der Zymogenbereitung in den speziellen Fermentzellen, mit im Spiele sein werden. Diese Erwartung oder sogar eine positive Feststellung dieser Art dürfte jedoch durchaus nicht bindend für ganz andere Drüsenzellenarten sein, wo es sich um Sekretionsvorgänge handelt, welche durchaus nicht als spezielle Ausgestaltung oder Steigerung einer allgemeinen Charaktereigentümlichkeit der Zellen angesehen werden dürfen.

Ein beredtes Beispiel des Gesagten bieten die Feststellungen von Henry in Bezug auf die Epithelien des Nebenbodens: der Austritt des Chromatins und der Nukleolen in das Protoplasma und die sonstigen Kernveränderungen derselben, werden von dem Autor selbst und von manchen anderen Forschern in engste Beziehung zu der sekretorischen Tätigkeit speziell dieser Epithelien und dem Sekretionsvorgange im allgemeinen gebracht. Die betreffenden Prozesse sind aber genauer betrachtet, im höchsten Grade verschieden; nach Henry selbst, soll es sich bei seinen Objekten um eine Abtrennung oder Abstoßung einer breiten, oberflächlichen Schicht des Zelleibes handeln, nach Hammar, Aigner, Gurwitsch, bei anderen, um Ausstoßung großer Mengen einer gerinnbaren Flüssigkeit, welche in großen Blasen und Kugeln im Innern der Kanäle vorgefunden wird; es dürfte schon a priori, in Anbetracht der Anwesenheit lebender Spermatozoen im Innern des Kanals, evident erscheinen, daß das ausgeschiedene Sekret frei von peptischen Fermenten usw. sein muß. Wenn wir somit analoge oder gar identische Veränderungen der Kerne in so heterogenen Prozessen, wie Fermentbereitung und Sekretion seitens der Nebenhodenepithelien usw. antreffen, so dürfte wohl der Gedanke nahe liegen, daß die Modifikationen der Kernbeschaffenheit sich gar nicht auf den Sekretionsvorgang selbst beziehen!

Eine, bis jetzt noch völlig unberücksichtigte Seite im Stoffwechsel der Drüsenzellen ist die Selbsternährung derselben und namentlich die Beschaffung des reichlichen Materials zur Sekretbereitung.

Wenn wir berücksichtigen, wie maßgebend der Kern bei den assimilatorischen Prozessen innerhalb der „nicht drüsigen Zellen“ zu sein scheint (vgl. S. 156 ff.), so werden seine Modifikationen innerhalb der Drüsenzellen in verschiedenen Phasen des Zellenlebens und namentlich im Zusammenhange mit entsprechenden Umwandlungen im Protoplasma im Dienste der Aufnahme der Nährstoffe durch die Zelle, zum mindesten ebenso plausibel, wie seine Betätigung bei der Sekretbereitung selbst erscheinen müssen. Es wurde jedoch diese Möglichkeit, allem Anschein nach, nie genügend gewürdigt, obwohl speziell die zahlreichen Schilderungen der letzten Jahre, — der Basalfilamente, Ergastoplasma usw. in diesem Sinne zu denken geben. Es ist ja, in der Tat hervorgehoben worden, daß die eigentümlichen basichromatischen, in der Nähe des Kernes gelegenen plasmatischen Bildungen, die unter den oben erwähnten Beziehungen subsumiert werden, durchaus keine spezielle Eigentümlichkeit der Sekretzellen allein sind, sondern in ähnlicher Ausbildung in den wachsenden Eizellen (pflanzlichen und tierischen — Bouin), vielleicht auch in den Darmzellen (M. Heidenhain) usw. auftreten. Will man nun die betreffenden Bildungen, sowie die mit denselben zusammenhängenden Prozesse in

ein Konnex mit der stofflichen Tätigkeit der Zelle bringen, so ist ein logisches Postulat, für morphologisch identische Merkmale in den heterogensten Zellen, auch entsprechende Verrichtungen aufzusuchen, die all diesen Zellen, trotz der Verschiedenheit ihrer Natur, gemeinsam sein dürften. Es dürften jedoch dabei am wenigsten Sekretionsprozesse, sondern viel eher eine forcierte Ernährung der betreffenden Zellen in Betracht kommen. Unsere Kenntnisse der Beteiligung des Kernes an den Ernährungsvorgängen der Zelle sind jedoch zu lückenhaft und fragmentarisch um eine wohlausgebildete Lehre genügend zu stützen. Die zukünftigen Untersuchungen der Morphokinese der Drüsenzellen werden jedoch vielleicht mehr, als bisher auf die erste Etappe jeder stofflichen Tätigkeit, — die Aufnahme von Rohmaterialien zu achten haben (vgl. Kap. IV).

B. Exkretionsvorgänge.

Wie bereits oben hervorgehoben wurde, muß die Betrachtung und Schilderung der Ausstoßungsvorgänge sowohl den Aggregatzustand des Sekretes oder Exkretes, wie auch seine chemische und morphologische Homogeneität oder Anomogeneität berücksichtigen; es ist ja in der Tat, was den letzten Punkt betrifft, von ausschlaggebender Bedeutung, ob das Sekret als streng definiertes chemisches Individuum, Lösung, Gemenge usw. vom Zelleibe räumlich abgetrennt wird, oder ob geringere, oder größere Zellteile, welche von den Sekretpartikeln reichlich durchsetzt oder imprägniert wurden, in einem mehr weniger degenerierten Zustande sich von der Drüsenzelle abtrennen und somit in das Sekret mitgenommen werden, welches dadurch zu einem ebensowenig chemisch definierbaren und homogenen Produkte wird, wie es die Zerfallsprodukte der Zelle im allgemeinen sein können. Letztere Klasse der Se- und Exkrete ist durch außerordentlich zahlreiche Beispiele, namentlich aus der Metazoenwelt vertreten, wenn auch die Absonderung von chemisch homogenen, amorphen Sekreten in vielen Fällen nachweisbar ist.

Am durchsichtigsten und klarsten tritt uns der Mechanismus der „amorphen“ Exkretion von Flüssigkeiten bei mehreren Protozoen und namentlich bei Ciliaten entgegen.

Die sog. kontraktilen Vakuolen derselben sind jedenfalls Entleerungsorgane. Ob mit dem entleerten Wasser nur CO_2 ausgeschieden wird und es sich somit nur um Atmungsorganellen handelt, oder auch andere Exkretstoffe im Vakuolenwasser gelöst sind, ist eine vorläufig noch offene Frage. Jede Vakuole ist von einem Kranze von 8—10 zuführenden Kanälen umgeben. Letztere erstrecken sich strahlenförmig oft durch die ganze zugehörige Körperhälfte des Infusors; vom Centrum gegen die Peripherie des Strahlensystems werden sie immer enger und feiner. Je mehr sich die Diastole der kontraktilen Blase ihrem Ende nähert, desto deutlicher sind die zuführenden Kanäle zu erkennen. Sie stehen jedoch mit der Vakuole nicht in Kommunikation. Die Flüssigkeit in den centralen Teilen der Bildungskanäle schwillt schließlich so stark an, daß dieselben birn- bis

kolbenartig werden und sich zu kleinen Vakuolen umgestalten. Die Systole erfolgt ganz plötzlich und die entleerte Vakuole hinterläßt keine Residuen. An die Stelle der verschwundenen Hauptvakuole treten nun sofort die Bildungsvakuolen auf, indem sie durch Zusammenfließen eine neue bilden, während in ihrem Umkreise, ganz genau an der Stelle der alten, wieder neue zuführende Kanäle auftreten.

Die Entleerung der kontraktilen Vakuole geschieht bei den Ciliaten wohl ausschließlich durch einen präformierten, das Ektoplasma und die Pellicula durchsetzenden Porus. Die Sarcodina, welche im Besitze von kontraktilen Vakuolen sind, entbehren dagegen naturgemäß einer derartigen präformierten Pforte. Die Ausstoßung der Vakuole geschieht vielmehr durch direkte Anlagerung des Tropfens an die Körperoberfläche und schließliches Bersten der dünnen Plasmalamelle. Ein häufiges Vorkommnis bei Amöben ist u. a. die Entleerung der kontraktilen Vakuole nach innen, d. h. das plötzliche Zerstieben eines großen Tropfens in eine Anzahl feinster, staubartig im Plasmaleibe verteilter Tröpfchen.

Schon die oben geschilderte angebliche Neubildung der entleerten Vakuole durch Ersatz- oder Bildungsvakuolen berechtigt uns zu dem Schlusse, daß das kontraktile Bläschen nicht einem in typischer Weise gebauten, präformierten und vererbbaren Organe der Zelle gleich zu stellen sei, sondern daß es sich in der Tat, wie es namentlich von Bütschli behauptet wurde, um ein durch lokale Verhältnisse hervorgerufenes Wachstum und Dehnung einer Plasmawabe, u. U. auch um ein Zusammenfließen mehrerer Alveolen oder sonstiger flüssiger Einschlüsse des Protoplasmas handeln muß. Im vollen Maße wurde nun diese Auffassung der Natur der Flüssigkeitsvakuolen, auch der kontraktilen, durch die interessanten Ergebnisse der Versuche von Pfeffer — die künstliche Neubildung von Vakuolen bei Plasmodien — bestätigt.

Bringt man mit Pfeffer Asparaginkrystalle oder ähnliche Stoffe mit Plasmodien des Aetalium in Berührung, so werden die ersteren in kurzer Zeit vom Plasma völlig umflossen und somit in den Zellleib eingeschlossen. Es beginnt nun der langsame Lösungsprozeß der Krystalle im Plasmawasser. Die wässerige Lösung des Asparagins umgibt die immer mehr schwindenden Reste des Krystalls, welcher somit in eine künstlich gebildete Flüssigkeitsvakuole zu liegen kommt, wobei es natürlich auch zur völligen Auflösung des Krystalles kommen kann. Es läßt sich nun der Nachweis erbringen, daß diese künstlich gebildeten Vakuolen in jeder Hinsicht und namentlich auch in ihrem osmotischen Verhalten den in den Zellen präformierten, völlig identisch sind. Sie besitzen somit eine Vakuolenhaut, deren Eigenschaften und Identität mit der Plasmahaut bereits im Kap. I geschildert wurden. Und nun das Wichtigste — an den künstlichen Vakuolen konnte Pfeffer in einwandsfreier Weise auch eine Pulsation erkennen. Wir sind demnach völlig berechtigt, die Ursachen der normalen Vakuolenbildung und ihren Entstehungsmodus auf prinzipiell identische Momente, wie sie bei experimenteller Erzeugung mitspielen, zurückzuführen, indem wir verschiedene Stoffwechselprodukte, namentlich CO_2, wahrscheinlich auch Harnstoff und andere für die lokalen Flüssigkeitsanhäufungen verantwortlich machen.

Wenn wir den Umstand berücksichtigen, daß die Topographie der kontraktilen Vakuolen und der zuleitenden Kanäle, namentlich bei den Infusorien, eine ganz typische und bestimmte ist, so muß entweder an eine lokal differente Beschaffenheit des Plasmas — ihr größeres Wasserreichtum, lockere Konsistenz usw. — oder an Strömungsverhältnisse innerhalb des Zelleibes gedacht werden.



Fig. 109. Neubildung von Vakuolen um Asparaginkrystalle durch Auflösung der letzteren im Plasmodium des Aetalium. (Nach PFEFFER '91.)

Vorgänge, welche in analoger Weise sich abspielen dürften, wie wir sie bei Protozoen kennen lernten, müßten wohl auch bei verschiedenen Drüsenzellen der Metazoen anzunehmen sein, obwohl man bis jetzt nur wenige Anhaltspunkte zur sicheren Beurteilung derselben gewinnen konnte. Es fehlt vor allem jede Kenntnis über Vorhandensein oder Fehlen von „kontraktilen" Vakuolen bei Metazoenzellen, abgesehen von einer, unten zu erwähnenden Ausnahme. Wenn man jedoch berücksichtigt, daß nach den oben erwähnten Ergebnissen der Versuche von PFEFFER und einigen anderen Untersuchungen, den pulsierenden Vakuolen jede spezifische Natur und etwa ein spezieller Mechanismus abgesprochen werden muß und vielmehr jeder schnell wachsenden Vakuole mit flüssigem Inhalt unter geeigneten Umständen die Fähigkeit, ihren Inhalt nach außen zu entleeren, d. h. zu pulsieren, wohl zukommen wird, so wird die Annahme um so berechtigter, daß die Entleerung von flüssigem, in den Vakuolen angehäuftem Sekrete der Metazoenzellen in ähnlicher Weise, wie bei den Protozoen vor sich gehen dürfte. Jede weitere Annäherung der bei Metazoenzellen tatsächlich zur Beobachtung gelangenden Vakuolen an die typischen, stets in bestimmter Anzahl und topographischer Lagerung auftretenden Gebilden der Ciliaten, wäre dagegen kaum näher zu begründen. Von Interesse sind nun für unsere Frage die Angaben von KLEMENCIEWICZ, welcher auch an Leukocyten von Salamander rhythmisch pulsierende Vakuolen wahrnehmen konnte.

Eine rein vakuoläre Sekretausstoßung seitens der Metazoenzellen dürfte wohl hauptsächlich bei Nierenepithelien und auch verschiedenen anderen Organen vorkommen, obwohl gerade in den Fällen,

wo wir sehr verdünnte, eiweißfreie und völlig amorphe Sekrete, wie z. B. Schweiß und Tränen, haben, der Sekretionstypus nach den Untersuchungen von ZIMMERMANN u. A. ein wesentlich abweichender zu sein scheint.[1])

Der Sekretionsmodus seitens der Nierenepithelien bildet den Gegenstand fast ebensovieler Kontroversen, wie die Beschaffenheit des von ihnen gelieferten Sekretes. Nach der Ansicht, welche ihre Hauptvertreter in DISSE u. NICOLAS findet, entsteht das Sekret der Nierenepithelien durch allmähliche Verflüssigung und kuppenförmige Vorwölbung der dem Kanallumen zugekehrten Oberflächen der Epithelien. Das auszuscheidende Produkt wäre somit nicht in scharfer Form, etwa in Vakuolen von dem Zellplasma abgeschieden, sondern eher als ein mehr oder weniger verflüssigter Bestandteil desselben aufzufassen. Die Schilderung von DISSE läßt eine Täuschung durch Kunstprodukte befürchten, da ja dabei die Tatsache nicht genügend Berück-

a 

b 

Fig. 110. Ausstoßung des Farbstoffinhaltes der Vakuolen in der Froschniere. (Nach GURWITSCH '902.)

sichtigung findet, daß das „Sekret“ d. h. verschiedene Harnbestandteile frei von granulären, d. h. mikroskopisch nachweisbaren Substanzen sein müssen. Dieser Vorwurf kann auch den Schilderungen von v. D. STRICHT, v. GEHUCHTEN, NICOLAS nicht erspart bleiben, da auch nach letztgenannten Autoren, das in Form von Vakuolen und Bläschen mit granulärem Inhalt aufgespeicherte Sekret, an die freie Zelloberfläche sich in Form von hellen, wässerigen, aber membranhaltigen Blasen durchzwängt, was ja wiederum mit der völlig amorphen Beschaffenheit des Harnes als unverträglich erscheint. Es wurden daher sämtliche eben angeführte Anschauungen von SAUER einer scharfen Kritik unterworfen. SAUER findet vielmehr gar keine morphologischen Spuren der Harnsekretion in den Epithelien und hält alle vorhergehenden Angaben für, auf Artefakten beruhende Irrtümer. Es wurde nun schließlich von GURWITSCH wenigstens für eine Klasse von Stoffen — indifferente Anilinfarben — der Nachweis erbracht, daß ihre Ausstoßung, ebenso wie die vorhin geschilderte Aufspeicherung, rein vakuolär, ganz ähnlich den Vakuolen der Protozoen erfolgt. Die mit Farbstoffen beladenen Vakuolen rücken allmählich an die Zelloberfläche, treiben dieselbe buckelig vor und entleeren schließlich ihren Inhalt durch Bersten in das Innere des Kanals.

In einem ganz eigentümlichen Lichte erscheint dabei die Bedeutung des sog. Bürstenbesatzes, welcher sowohl den Nierenepitelien der meisten Wirbeltiere, als auch sehr vielen Darmzellenarten Wirbelloser und Wirbeltiere eigen ist. Ueber seine mögliche Bedeutung und wahrscheinliche Beschaffenheit bei der resorptiven Tätigkeit der Darmepithelien, wurde bereits im vorigen Kapitel berichtet. Was die morphologische Natur der Bürstenepithelien der Niere betrifft, so sind dieselben wohl den sog. Cutikularstäbchen der Darmepithelien gleich zu stellen, ihre physiologische Bedeutung beim Sekretionsakte, wenn solche überhaupt vorhanden ist, wird dagegen in ganz anderen Momenten zu suchen sein.

Nach den übereinstimmenden älteren Schilderungen von TORNIER, NICOLAS und den neueren, exakten Angaben von SAUER, JOSEPH u. m. A. unterliegt es wohl keinem Zweifel mehr, daß wir es in den Bürstenbesätzen mit diskreten, starren, kurzen Härchen zu tun haben, welche

[1]) Vgl. dagegen NOLL, S. 202.

von ganz kleinen Basalknötchen entspringen. Die Uebereinstimmung der Bürstenbesätze mit echten Flimmerbesätzen ist zuweilen eine ganz frappante (vgl. Fig. 33), als einziges Kriterium bleibt somit nur der physiologische Unterschied, d. i. das Fehlen des Schlagens im ersten Falle, bestehen.[1])

Unsere Kenntnis der physiologischen Funktion beider Cutikularbildungen läßt dagegen fast alles zu wünschen übrig. Ebensowenig, wie es bis jetzt gelungen ist, den Durchtritt der resorbierten Stoffe, z. B. der künstlich gefärbten Fette innerhalb des Bürstenbesatzes zwischen den einzelnen Stäbchen desselben nachzuweisen, konnte man den Bürstenbesatz der Nierenepithelien in irgend einen Konnex mit ihrer sekretorischen Tätigkeit bringen. Die Frage nach der ständigen Persistenz des Bürstenbesatzes oder seines temporären, mit bestimmten Funktionsstadien zusammenhängenden Schwundes, harrt noch bis jetzt ihrer definitiven Erledigung. Wenn man einerseits zugeben muß, daß die Bürstenbesätze zu sehr delikaten Gebilden gehören; und ihr Fehlen auf mangelhafter Konservierung der Präparate, somit auf Kunstprodukten beruhen kann, so sprechen aber andererseits mehrere Befunde für einen gewissen Zusammenhang des Ausbildungsstadiums der Bürstenbesätze und der Intensität der Nierentätigkeit namentlich bei Wasserausscheidung. Aber auch in den Fällen, in welchen der Bürstenbesatz wohl ausgebildet erscheint und leicht nachweisbare Sekrete (Farbstoffe) reichlich zur Ausscheidung gelangen, konnte keine Spur von letzteren zwischen den Härchen des Bürstenbesatzes nachgewiesen werden. Fig. 110b zeigt außerdem in evidenter Weise, wie die Ausstoßung der Sekretvakuolen, in regster Weise bei völligem Schwund des Bürstenbesatzes vor sich gehen kann. Wenn man diese beiden Extremen und alle denkbaren Uebergänge zwischen denselben mit in Betracht zieht, so muß eine eventuelle Betätigung des Bürstenbesatzes für den Exkretionsvorgang mit großer Reserve beurteilt werden; es dürfte vielleicht denselben eine gewisse Bedeutung für resorptive Tätigkeit zukommen, oder andere, mir gänzlich unbekannte Vorgänge mit im Spiele sein.



Fig. 111. Zellen aus dem Ductus epididymis des Menschen. *a* Büschel im sekretleeren Zustande. *b* durch Sekretanhäufung aufgetriebener Haarbüschel. (Nach GURWITSCH '901.)

Ein ganz eigentümlicher, aber vielleicht den Bürstenbesätzen nahestehender Mechanismus kommt nach GURWITSCH und FUCHS den Epithelien des Nebenhodens zu. Ein Büschel anscheinend relativ steifer Fasern taucht in die Zelltiefe und dient als Austrittspforte einem eiweißhaltigen in kleinen Mengen im Zelleibe gebildeten Sekrete (Fig. 111). (FUCHS hat für diesen Apparat den Namen „Hygrophoron" vorgeschlagen.

[1]) VIGNON schildert sogar kurze intracelluläre Stäbchenwurzeln, welche die Aehnlichkeit beider Zellenarten noch mehr erhöhen.

Der Exkretionsvorgang einiger anderer Drüsen, welche ein amorphes, ungerinnbares und völlig flüssiges Sekret liefern, läßt sich vorläufig schwerlich in das oben entwickelte Schema einordnen. So scheinen z. B. nach ZIMMERMANN's Schilderung in den sezernierenden Zellen der Tränendrüsen ähnliche Verhältnisse zu obwalten, wie sie von DISSE für die Niere geschildert wurden. Die dem Sekretlumen zugekehrte Hälfte der Zellen wird von einem ganz klaren, wenn auch immerhin geronnenen Inhalte eingenommen, in dessen Centrum die ZIMMERMANN'schen Diplosomen sitzen (Ladungsstadium — RANVIER's Sekretionsstadium). Anderen Zellen, welche nach Z. als entleerte gelten können, fehlen die hellen Zellkuppen, welche somit als Sekret angesehen werden. Es werden daneben im Lumen des Drüsenschlauches zahlreiche geronnene Klumpen vorgefunden, deren Auffassung als Sekret wiederum dieselben Bedenken entgegengestellt werden müssen, wie vorhin im analogen Falle der Nierenzellen. Es dürften daher berechtigte Zweifel gehegt werden, ob die Bilder der Sekretionsvorgänge in den Fällen, wo es sich um Sekrete, wie Tränen, Harn usw. handelt, und die sich dem vesikulären Schema nicht einfügen lassen, den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen und uns nicht Artefakte vortäuschen. [1])

Die Verhältnisse komplizieren sich dagegen im hohen Maße in den zahlreichen Fällen, in welchen zwar auch amorphe und ungerinnbare Sekrete geliefert werden, eine nachträgliche Verflüssigung derselben außerhalb der Drüsenzellen, d. h. in den Drüsengängen, aus verschiedenen Gründen als wahrscheinlich erscheint. Ein ähnlicher oder identischer Mechanismus wird auch schließlich in den Fällen zu vermuten sein, wo das ausgeschiedene Sekret zwar von flüssiger Konsistenz ist, durch seine Gerinnbarkeit jedoch seinen

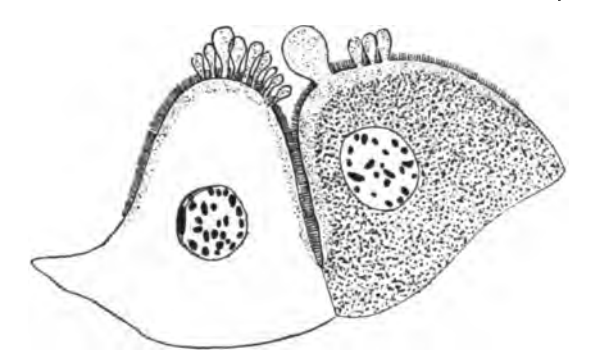


Fig. 112. Zellen aus der Intestinaldrüse von Ptychoptera contaminata. (Nach v. GEHUCHTEN '91.)

Eiweißgehalt verrät. Es liegt hier selbstverständlich kein Grund vor, eine scharfe Sonderung des Sekretes vom Zellplasma, z. B. an Sekretvakuolen zu postulieren, und es werden auch dementsprechend die allerverschiedensten Verhältnisse obwalten können.

Was nun die Möglichkeit der nachträglichen Verflüssigung des

[1]) Die Verhältnisse der Tränensekretion werden, in der Tat, von dem neuesten Autor auf diesem Gebiete, NOLL, auf das vesikuläre Schema zurückgeführt.

ausgeschiedenen Sekretes betrifft, so dürfte dieselbe wohl als eine Art Selbstverdauung durch mitausgeschiedene, oder im Drüsenlumen vorhandene proteolytische Fermente gedacht werden. In dieser Weise dürfte vielleicht der Sekretionsvorgang der „Belegzellen" der Magendrüsen stattfinden, welche ja, wie bekannt, als Endprodukt HCl zu liefern haben, das eben ausgeschiedene Sekret dagegen in manchen Fällen in Form von geronnenen Klumpen, wurstförmigen Aufsätzen usw. auf den Zellen erscheint (ZIMMERMANN).

Unter diese Kategorie werden wohl auch die interessanten Befunde von v. GEHUCHTEN an verschiedenen Intestinaldrüsen von Insekten (Ptychoptera) und mehrere andere zu subsummieren sein. Es handelt sich hier um Anhäufung, Vorwölbung und schließliche Abschnürung vom Zelleibe, von größeren und kleineren Blasen mit klarem, wasserhellem Inhalte, welcher an fixierten Objekten als gerinnbar sich erweist. Handelt es sich um Zellen mit einem Bürstenbesatz, so drängen sich kleine gestielte Tröpfchen durch denselben; sind es nackte Zellen, so drängt sich das Sekret in Form großer ungestielter Blasen an der ganzen Zelloberfläche vor.

Obwohl man bei v. GEHUCHTEN eine direkte Angabe über die endgültige Beschaffenheit des Sekretes in seinen Objekten vermißt, so ist doch unter der Erwägung, daß es sich um Verdauungsdrüsen handelt, wohl anzunehmen, daß die oben ausgestoßenen Blasen mit einander konfluieren.



Es ist evident, daß die Ausdehnung der sezernierenden Oberfläche bei jedem Sekretionsmechanismus, und namentlich bei Ausstoßung von Sekretvakuolen, als maßgebender Faktor angesehen werden muß; es wird daher schon a priori zu erwarten sein, daß den Drüsenzellen, welche einem relativ engen Lumen anliegen, diese freie Sekretionsfläche somit auf ein Minimum reduziert ist, zur Ermöglichung einer wirksamen Sekretausscheidung, andere, spezielle Bedingungen und Vorrichtungen gegeben werden müssen, deren Erforschung in den letzten Jahren tatsächlich bedeutende Fortschritte aufzuweisen hat.



Fig. 113. Zwischenzellige Capillaren der Fundusdrüsen. (Nach K. W. ZIMMERMANN '98.)

In einfachster Weise wird zur Vergrößerung der sezernierenden Oberfläche durch die zwischenzelligen Sekretgänge oder Sekretkapillaren beigetragen, welche als feine, zuweilen reich verzweigte Abzweigungen des Hauptlumens eines Drüsenschlauches sich abzweigend, sich tief zwischen die einzelnen Zellen hineingraben und den tief gelegenen Zellen Gelegenheit zum Sekretabfluß bieten (Fig. 113). Die intercellulären Gänge, welche am längsten bei den Leberzellen der Vertebraten bekannt sind, wo sie ja als einzig mögliche Abflußwege für die Galle funktionieren, wurden durch E. MÜLLER, ZIMMERMANN u. A. auch an den meisten anderen Drüsen aufgefunden. ZIMMERMANN, welcher die Verhältnisse in besonders eingehender und genauer Weise studierte, hat zugleich auch ein untrügliches Kriterium für echte binnenzellige Gänge auffinden können, indem ihm der Nach-

weis gelang, daß an den Wänden derselben stets sog. Kittleisten, im Gegensatz zu zwischenzelligen vermißt werden.[1])

Ein Schritt weiter in der Ausbildung der ableitenden Sekretwege wird durch das Auftreten der binnenzelligen Kapillaren gewonnen, deren Befunde bei verschiedenen Drüsenzellen sich ebenfalls immer mehr und mehr häufen. Ihre höchste Ausbildung erlangen sie bei den riesigen Zellen verschiedener Wirbellosen, wo sie verzweigte, scharf konturierte, zuweilen auffallend regelmäßig angeordnete Kanalsysteme bilden (vgl. Fig. 114). In sehr ausgesprochener

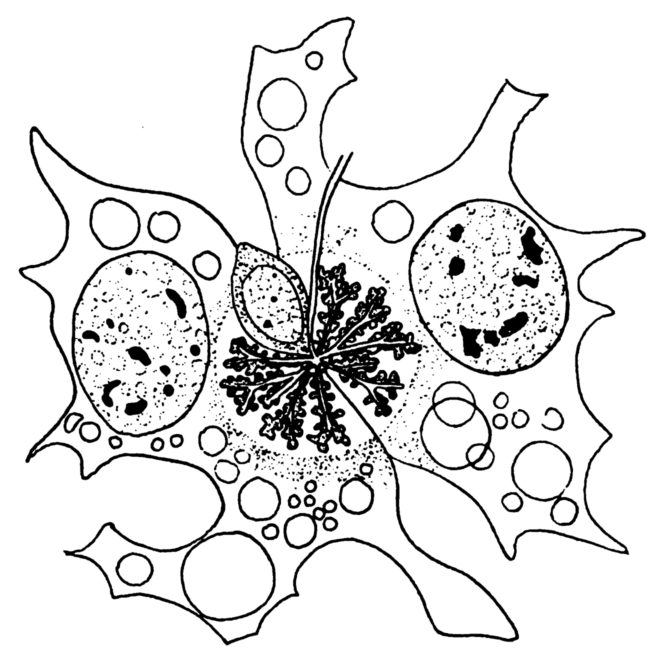


Fig. 114. Eine, aus zwei großen und einer kleinen Drüsenzelle bestehende Drüse von Phronyma (Isopod). Reich verzweigte, regelmäßig gestaltete **binnenzellige** Sekretgänge. (Nach ZIMMERMANN '98.)

Weise sind die intracellulären Kanalsysteme auch in vielen Drüsenzellen der Wirbeltiere, namentlich in den Belegzellen des Magenfundus der Säuger (Fig. 115 b) usw. ausgebildet. Sowohl ihre Darstellungsweise (z. B. mittels der GOLGI'schen Methode) als ihre Morphologie, erinnern in lebhafter Weise an verschiedene binnenzellige Kanalsysteme, welche als Saftkanälchen, Apparato endocellulare, Trophospongium, als Ernährungsorgane, bei so vielen Zellen von zahlreichen Autoren geschildert werden. Wenn auch die Zugehörigkeit der binnenzelligen Sekretkapillaren zu den Ausführungsgängen der Drüsenschläuche, über ihre Funktion als Ausführungsgänge keinen Zweifel übrig läßt,

[1]) Die Kittleisten, welche durch BONNET, TH. KOHN und HEIDENHAIN zuerst beschrieben worden sind, sind Substanzanhäufungen, welche zwischen der anstoßenden freien Oberfläche verschiedener Epithelarten eingelagert sind und sich besonders deutlich mit *E*-Hämatoxylin nachweisen lassen. Sie bilden einen feinen Rahmen, in welchem die polygonalen freien Flächen der Epithelien wie eingespannt erscheinen.

so sind andererseits in vielen Fällen auch weniger klare Verhältnisse bekannt, bei welchen die schwer oder gar nicht nachweisbaren Ausführungsgänge, kein bestimmtes Urteil über die Bedeutung und Natur der fraglichen Gebilde gestatten, wie es z. B. der Fall mit dem Apparato endocellulare der Pankreaszellen (PENSA) ist, welcher von HOLMGREEN als mit seinem Trophospongium identisch, angesehen wird; dasselbe gilt auch für verschiedene intracellulare Strukturen der Drüsen mit innerer Sekretion, z. B. der Nebennierenzellen usw.

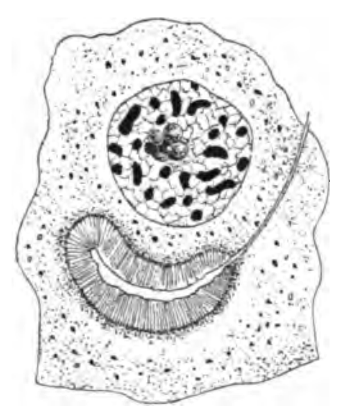




Fig. 115. *a* Eine Drüsenzelle aus der Pygealdrüse von Acilius sulcatus (Coleoptere) mit intracellulärem, einen schönen Bürstenbesatz aufweisendem Gang. (Nach DIERX '99.)
b Belegzelle aus der Fundusdrüse. (Nach K. W. ZIMMERMANN 98.)

Aehnliche Fragen, wie wir ihnen in Bezug auf die ernährenden Saftkanälchen der Zellen begegneten, eröffnen sich auch bei tieferem Eindringen in das Wesen der endocellulären Sekretkapillaren. Besitzen nun dieselben wirkliche diskrete Wände, und sind sie als durchaus konstante Gebilde anzusehen?

Von einer eigenen Wand kann berechtigterweise nur in den Fällen die Rede sein, in welchen nach dem Schwund des Kanallumens, seine kollabierten Wände, als etwas vom übrigen Plasma distinktes, unterschieden werden können; wenn dagegen eine scharfe lineäre Begrenzung eines Kanals für eine wirkliche Wandung angesehen werden soll, so ist es ja im Grunde genommen eine nichtssagende Tautologie, welche weder einem morphologischen noch einem physiologischen Bedürfnisse entspricht. Es kann sich aber schließlich auch um lokale Verdichtungen des angrenzenden Plasmas handeln, welche, wie es z. B. bei Amöben bekannt ist, sich leicht herausdifferenzieren und ebenso schnell wieder schwinden können.

Die vergleichenden Untersuchungen intracellulärer Gänge bei verschiedenen Funktionsstadien und auch unter abnormen Verhältnissen, lassen vielmehr in denselben nicht etwa ganz konstante und unveränderlich angeordnete und ausgebildete Systeme, sondern viel eher vergängliche, dem jeweiligen stofflichen Bestande der Zelle entsprechende Verflüssigungen des Zelleibes erblicken, was jedoch eine gewisse Konstanz in den Hauptzügen durchaus nicht ausschließt. Nach ZIMMERMANN's Schilderung wäre z. B. der Sekretions- und Exkretionsvorgang der Belegzellen des Magens folgendermaßen zu denken: „das Sekret tritt als feine Körnchen, welche die HEIDENHAIN'sche Hämatoxylinfarbe annehmen, in der peripheren und centrale Zone, welche physiologisch gleichwertig sind und das chemische Centrum, den Kern, enthalten, auf. Diese Körnchen rücken nach der intermediären Zone, wo sie ihre Färbbarkeit mit Hämatoxylin verlieren, aber sich leicht mit sauren Farbstoffen färben lassen. In der Mitte der sauren Zone werden die ausgereiften Sekretkörnchen flüssig und bilden so Sekretströme, welche in baumförmig oder netzartig angeordneten Sekretbahnen fließen und schließlich die Zelle verlassen."

Es wurde vielfach erstrebt, schon innerhalb der Sekretkanäle das spezifische Sekretionsprodukt aufzufinden, und womöglich, das Einmünden der innerhalb des Zellplasmas entstandenen Sekretanhäufungen oder Sekretvakuolen in diese binnenzelligen Wege zu verfolgen. Es ist KUPFFER als erstem gelungen, kurze intracelluläre

Sekretgänge, welche an einer Sekretvakuole ihren Ausgang nehmen, in den Leberzellen verschiedener Wirbeltiere zu verfolgen. Spätere Beobachtungen von Nauwerk und Browicz an pathologischen oder in abnorme Bedingungen versetzten Leberzellen zeigten, wie bei Gallenstauungen, infolge gehinderten Abflusses innerhalb der Zellen, ein ganzer Knäuel von weiten und mit Galle gefüllten Kanälen entstehen kann. Wir ersehen daraus, wie nach Maßgabe der sekretorischen Tätigkeit der Zelle sich nach den jeweiligen Bedürfnissen derselben, Exkretionswege ausbilden können.

Eine eigenartige Stellung unter den verschiedenen Drüsenzellen nehmen die schleimproduzierenden ein.

Es läßt sich in vielen Fällen durch Beobachtung des lebenden Objektes ebensowohl wie durch Untersuchung des fixierten Materials, eine explosionsartige Ausstoßung der Sekretmengen einfach durch immer mehr zunehmenden Ueberdruck der aufquellenden Schleimmassen, welchen sich natürlich der seitliche Widerstand der Nachbarzellen hinzugesellt, konstatieren. Wenn man aber berücksichtigt, daß die gewaltige Masse durch und durch von einem feinen Plasmagerüst durchsetzt sein soll (Zimmermann u. A. s. o.), so verliert der Vorgang seine scheinbare Einfachheit und es wird auch verständlich, warum von mancher Seite zu recht komplizierten Erklärungen des Ausstoßungsvorganges gegriffen wurde: so glaubt z. B. Zimmermann ganz geordnete, sogar von einem Centrum, welches im Centralkörper des Schleimbechers zu suchen wäre, regulierte Kontraktionen der einzelnen Gerüstfäden des feinen, zwischen den Schleimmassen verlaufenden Mitoms, zur Erklärung des Ausstoßungsvorganges heranziehen zu müssen. Die Kontraktion des ganzen Gerüstes dürfte dabei nicht einmal gleichzeitig erfolgen, da ja sonst kein Druckgefälle geschaffen werden könnte. Es müßte sich demnach nach Zimmermann's Annahme um rein lokale Kontraktionen der einzelnen Mitomabschnitte handeln, welche durch einseitigen Druck die jeweils der freien Oberfläche anliegenden Schleimvakuolen nach außen befördern müßte. Gegen diese und ähnliche Erklärungsversuche, welche ja eine Geltung nicht nur für Schleimzellen, sondern für den Sekretionsmechanismus im allgemeinen beanspruchen, lassen sich sehr zahlreiche und gewichtige Einwände erheben.

Das erste und schwerwiegendste Bedenken ruft die Annahme eines Mitoms hervor: es wird bei näherer Betrachtung evident, daß ein Fadengerüst allein nicht genügen kann, um Vakuolen voneinander abzugrenzen, welche nachweisbar flüssigen Inhalt haben; um das Zusammenfließen derselben innerhalb der Zelle zu verhüten, muß eine Schleimvakuole irgendeine Membran besitzen, folglich ein Komplex von dicht angrenzenden Vakuolen etwa einer Emulsion oder einem Schaumgemenge gleichen. Wenn man somit innerhalb des großen Schleimpfropfes einer Becherzelle ein feines Fasergerüst wahrnimmt, so ist ja dasselbe, wie schon so oft und eindringlich von Bütschli betont wurde, als ein Wabenwerk und nicht als Fibrillen aufzufassen. Wenn Zweifel, ob Mitom- ob Wabenwände in Bezug auf sonstige Zellstrukturen irgend angebracht erscheinen, so doch jedenfalls nicht im Falle einer nachweisbar flüssigen Masse, wie es der Schleim ist. Zur Annahme, daß in den Wabenwänden noch außerdem Fäden eingeschlossen werden sollten, liegt vorläufig keine Berechtigung vor. Wenn man somit von lokalen Kontraktionserscheinungen sprechen wollte, so müßte der Mechanismus der Ausstoßung etwa der Entleerung der kontraktilen Vakuolen gleichgestellt werden. Daß diese Erklärungsweise in den Fällen, wo die einzelnen Sekrettropfen ganz dicht aneinanderstoßen, direkt undenkbar ist, erhellt bei der Erwägung, daß jede Volumverringerung einer Wabe ganz enorme Arbeitsaufwände voraussetzt, da ja dadurch das ganze Wabengerüst durch Dehnung in Mitleidenschaft gezogen werden muß.

Man braucht aber kaum diese theoretischen Erwägungen heranzuziehen, wenn man nur die tatsächlichen, leicht zu beobachtenden Bilder berücksichtigt, welche ja so deutlich zeigen, wie durch die stark erweiterte, aber immer noch enge Durchbruchspforte ein mächtiger Schleimpfropf oder ein ganzer Schleimstrom hervorragt, in welchem zuweilen eine ganze Menge von einzelnen schleimhaltigen Waben oder jedenfalls Teile des angeblichen Plasmagerüstes eingeschlossen sind. Es erheben sich dabei wirklich berechtigte Zweifel, ob das von Zimmermann und einigen Anderen beschriebene, sogar gegen den Centralkörper centrierte Gerüst noch tatsächlich als ein in der Zelle verbleibendes Plasmawerk und nicht vielmehr eine ebenfalls verschleimte, zur Ausstoßung als Sekret bestimmte Substanz darstellt. Wo liegen die Beweise, oder auch die geringste Wahrscheinlichkeit dafür vor, daß ein Plasmagerüst innerhalb des Schleimes noch tatsächlich persistiert? Von dem ganzen Gerüst samt seinem Centralkörper müßten nach der Schleimausstoßung nachweisbare Spuren bleiben, welche man weder in den Angaben der betreffenden Autoren, noch bei aufmerksamer Untersuchung der Objekte wahrnehmen kann. Die großen Becherzellen in verschiedenen Epithelien der Amphibienlarven zeigen vielmehr zur Evidenz, wie

in allen Stadien der Entleerung die ganze Schleimanhäufung wie ein einheitlicher Flüssigkeitstropfen nach außen befördert wird und die vorhin stark gedehnte Zelle entsprechend kollabiert erscheint.[1])

Was schließlich ZIMMERMANN's Vermutung über die Bedeutung des „Centralkörpers" als eines Sekretionscentrums betrifft, so genügt eine objektive Ueberlegung, um sich klar zu machen, wie wenig der vage Begriff eines „Sekretionscentrums" zum wirklichen Verständnis des Vorganges beitragen kann und wie unendliche, kaum vorstellbare Komplikationen er in die anscheinend recht einfachen Verhältnisse der Schleimbecher hineinzubringen vermag.[2])

Wir konnten uns überzeugen, daß trotz der zu Tage tretenden Mannigfaltigkeit im Sekretionsvorgange der oben geschilderten Drüsenzellenarten, denselben, abgesehen von den Schleimbechern, das gemeinsame Merkmal zukommt, ein völlig amorphes und homogenes Sekret zu liefern; es existiert somit ein Exkretionstypus, welcher nur das im Zelleibe aufgespeicherte oder in demselben ausgearbeitete Sekret, nicht aber auch daneben Bestandteile der Zelle selbst, wenn auch in degenerierter Form nach außen befördert.

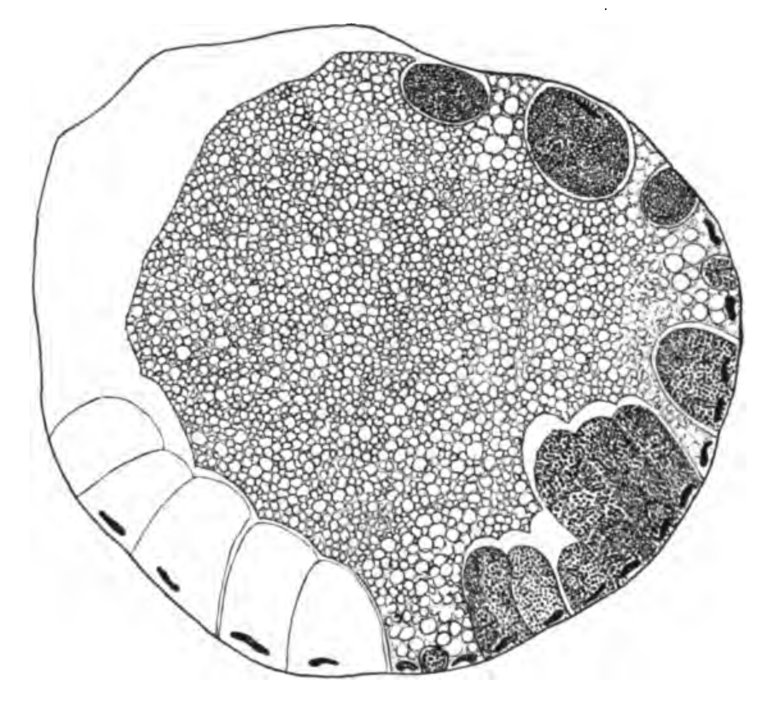


Fig. 116. Giftdrüse des erwachsenen Salamanders. An der Wand eine Reihe von großen Körnerzellen (Giftsäckchen, LEYDIG). Eine Anzahl derselben ist zu einem großen Sekretklumpen (Syncytium, DRASCH) verschmolzen. Die Vakuolen der letzteren sind in einem relativ zu großen Maßstabe eingetragen.

Ein wesentlich anderer Mechanismus wird in den Sekretionsprozessen notwendig, wo größere oder kleinere mit Sekret beladene Zellteile sich vom Zelleibe abschnüren oder abgestoßen werden und in mehr oder weniger verflüssigtem Zustande zur Ausscheidung gelangen. Diesem Uebergangstypus gesellt sich schließlich der dritte

[1]) Vgl. auch die zutreffenden Bemerkungen von PRÉNANT '99.
[2]) Vgl. die Kritik des Begriffes der cellulären Centren im Teil IV.

mögliche Modus, welcher in vollständiger Vernichtung und Zugrundegehen der sezernierenden Zelle gipfelt (holocrine Drüsen, Ranvier).

Ein außerordentlich lehrreiches Beispiel des ersteren Typus bieten uns die Giftdrüsen des Salamanders, welche uns auch in den Prozessen der Sekretbereitung manchen interessanten Abschluß gewährten. Wenn wir zunächst das ausgeschiedene Sekret betrachten, so hat es die Farbe und die Konsistenz von fetter Milch. Frisch, sofort nach der Ausscheidung untersucht, erweist es sich als eine Emulsion aus einer wasserlöslichen Substanz (Samandrin?) in einem zähen leicht gerinnbaren Medium. Wenn man das Sekret durch Eintrocknen oder Koagulation fixiert und die Emulsionskugeln mit H_2O oder Alkohol auswäscht, so bleibt ein grobmaschiges, regelmäßiges Alveolarwerk auf dem Objektträger. Wenn man nun den Zelleib der riesigen, reifen Sekretzellen, sowohl im frischen Zustande, wie nach entsprechender Fixierung untersucht, so ergibt sich die völlige Identität ihres Zellleibes mit dem bereits ausgeschiedenen Sekret. (Vgl. Fig. 116.) Der Plasmaleib der Giftzellen verwandelt sich somit zum größeren oder geringeren Teil in eine wirkliche, flüssige Emulsion, welche nun bei der Kontraktion der muskulösen Tunica der Giftdrüsen zum größeren Teil, ohne jegliche weitere Veränderung, als flüssiges, milchiges Sekret aus deren Drüsenmündung herausfließt. Daß die Zellen in ihrem größten Teile völlig verflüssigen, ohne im übrigen den Zusammenhang mit dem anscheinend intakten Kern und restierenden Plasma zu verlieren, ergibt sich schon aus der merkwürdigen Tatsache, daß die benachbarten reifen Sekretzellen miteinander zu einer völlig einheitlichen Masse verschmelzen — es zeigt sich somit, daß irgendeine konsistente, spezifische Zellmembran diesen verflüssigten Zellen keinesfalls zukommen kann, und daß es sich um echte Flüssigkeitstropfen handelt. Die Verfolgung der Sekretbildung bei diesen Zellen läßt nun mit aller Deutlichkeit erkennen, daß die zähe Grundsubstanz, in welcher die Giftkörner suspendiert sind, tatsächlich aus dem ursprünglichen Zellplasma besteht und daß somit das flüssige Sekret eine zum Teil verflüssigte Zelle und nicht bloß ein Zellprodukt — wie in unserer ersten Kategorie darstellt. Es bleibt dabei freilich ganz unentschieden, ob und welche Veränderungen das Plasmaretikulum in den späteren Stadien der Sekretion erleidet.

Wenn man noch der Milchsekretion gedenkt, welche als klassisches Beispiel einer „emulsiven" Sekretion gelten kann, so dürften die Fälle, wo die holocrine Sekretion flüssige Produkte liefert, wohl im wesentlichen erschöpft sein. Es werden im wesentlichen breiige, oder gar feste Sekretionsprodukte durch diesen Ausscheidungsmodus gebildet. Von besonderem Interesse sind nun die so unendlich mannigfaltigen Ablagerungen von anorganischen Salzen, welche ja ebenfalls als echte Sekretion aufgefaßt werden muß. Es wurde bereits oben hervorgehoben, daß diese Ausscheidung sowohl zur Bildung von freien Konkrementen, wie von zusammenhängenden Schichten führt, welche als Schalen von Eiern, als Gehäuse von Mollusken etc. eine so mächtige Entwicklung erfahren. Ebensowenig, wie über die Entstehungsweise resp. die Anhäufung der anorganischen Salze innerhalb der Drüsenzellen, läßt sich heutzutage auch etwas über den Ausscheidungsmodus derselben sagen: da die meisten Konkremente und Ablagerungen ein sog. organisches Stroma, d. h. Reste von eiweißartiger, gewöhnlich retikulär verteilter Substanz enthalten, muß wohl daraus geschlossen werden, daß der Exkretionsvorgang der Salze mit einer Abstoßung eines größeren oder kleineren Zellabschnittes von der übrigen Zelle einhergehen muß.

Wenn wir einen Ueberblick über den Mechanismus der eigentlichen Sekretausstoßung zu gewinnen versuchen, so muß vor allem die Frage erwogen werden, ob wir in allen Fällen berechtigt sind, in der sezernierenden Zelle selbst, auch den Mechanismus für die Ausstoßung des Gebildeten zu suchen, ob, mit anderen Worten, eine Drüsenzelle einer zusammengesetzten Drüse als ein funktionell ganz unabhängiges Individuum betrachtet werden darf. Es wird entschieden häufig sehr einseitig über die möglichen Leistungen einer bestimmten Zelle abgeurteilt, wenn man es unterläßt, ihren Zusammenhang und korrelative Verhältnisse mit den benachbarten Organen genügend zu würdigen; dieser Vorwurf scheint auch vielfach für die Erklärungsversuche der exkretorischen Tätigkeit der Zellen zutreffend zu sein, wo man u. U. zu sehr komplizierten Erklärungsversuchen Zuflucht nimmt (so z. B. die Schleimbecher s. o.), statt auf die notwendige Mitwirkung der

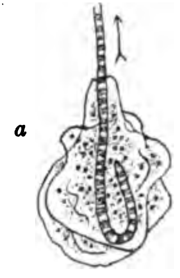
umgebenden Zellen zu achten. Es müßte vor allem nach Möglichkeit beantwortet werden, ob eine isolierte, mit Sekret beladene Zelle tatsächlich imstande ist, sich ihres Inhaltes zu entledigen?

Einen Aufschluß darüber dürfen wir am ehesten von der Berücksichtigung analoger Prozesse der Protozoen erwarten.

In der Protozoenwelt ist die vesikuläre oder korpuskuläre Exkretion der häufigste obwohl nicht der einzige, uns bekannte Modus.[1])

Für die korpuskuläre Ausstoßung (Defäkation) der Protozoen hat es Rhumbler sehr wahrscheinlich zu machen gewußt, daß dieselbe aus rein physikalischen Gründen durch geänderte Adhäsionsverhältnisse zwischen Plasma und Sekretionsprodukt erfolgt, was sich auch an dem Modell (Fig. 53, S. 111) nachahmen ließ, indem ein mit Schellack überzogener Glasfaden von einem Chloroformtropfen aufgenommen wurde, nach Auflösung der Schellackschicht (Analogon der Verdauung eines Oscillariafadens) die von Choroform unbenetzbare Glasachse jedoch ausgestoßen wurde (vgl. Fig. 117).

Wenn man die Anordnung der einzelnen Drüsenzellen in den Drüsenschläuchen oder Alveolen berücksichtigt und namentlich die hinzutretenden nicht drüsigen Elemente betrachtet, welche als sog. Korbzellen u. a. schon lange bekannt waren, neuerdings in ausführlicher Weise von Zimmermann geschildert wurden, so gewinnt die Ver-



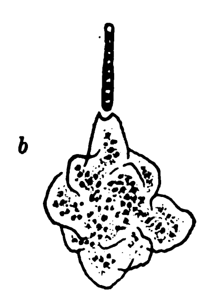


Fig. 117. Zwei Stadien der Ausstoßung eines Oscillariafadens durch eine Amöba verrucosa, ohne wesentliche Gestaltänderung der Amöbe. Zwischen dem Zustande *a* u. *b* vergingen ca. 5 Minuten. (Nach Rhumbler '98.)

mutung eine große Berechtigung, nach welcher durch Kontraktion der benachbarten, die Drüse umgebenden Gewebe oder auch der „Basalzellen" (Zimmermann), mit ihren zahlreichen, wahrscheinlich kontraktilen Fibrillen, ein Seitendruck auf die Drüsenzellen ausgeübt wird, welcher allein in vielen Fällen das Sekret nach außen zu befördern vermag. Für viele Zellen, namentlich des merocrinen Typus, bei welchem ein großer Teil der Zelle von dem Mutterboden abgestoßen wird, ist die Annahme einer Hilfsvorrichtung zum Zustandekommen der Exkretion, ein direktes Postulat: so bleiben z. B. die völlig verflüssigten Teile der Giftzellen des Salamanders (s. o. S. 206, Fig. 116) so lange mit dem Zellrest im Zusammenhang, als nicht durch Reiz eine Kontraktion des anliegenden Muskelmantels, Zusammenpressen des ganzen Drüsensäckchens und Abreißen des flüssigen Sekretes erfolgt.

Wenn auch unsere gegenwärtigen Kenntnisse eine Entscheidung in jedem einzelnen Fall wohl noch nicht zulassen, so dürfte der Standpunkt doch berechtigt sein, nach welchem wir die zur Ausstoßung des Sekretes dienenden Kräfte in streng objektiver Weise aus der Gesamtheit der vorliegenden Bedingungen abzuleiten suchen und nicht in rein schematischer Weise eine, im Grunde genommen nichtssagende, oder gar unmögliche Struktur des Zellplasmas zur Erklärung heranziehen.

---

[1]) Es sei z. B. die Ausscheidung der klebrigen Substanz an der Oberfläche des amöboiden Plasmas erwähnt.

Teil III.

Fortpflanzung der Zelle.

Kapitel VI.

Einleitung.

Seit über 30 Jahren stehen die Vorgänge der Zellteilung im Vordergrunde der biologischen Forschung, sowohl auf zoologischem, wie auf botanischem Gebiete. Die kardinale Wichtigkeit und Tragweite des Vorganges, als eines der wunderbarsten Erscheinungen in der Zelle, müßten schon an und für sich genügen, um das lebhafte, seiner Erforschung entgegengebrachte Interesse zu rechtfertigen. Es kommt aber noch ein Umstand hinzu, der auch seinerseits dazu beigetragen hat, die Wißbegierde in ganz besonderem Maße anzustacheln: scheint es ja, als ob sich in den Vorgängen der Karyokinese ein Spiel der Kräfte abspiegelt, wie er nirgends sonst in der organischen Welt in seiner Gesetzlichkeit und Eigenschaften so klar und unzweideutig, so handgreiflich zu Tage tritt. Es wird daher auch begreiflich und verzeihlich sein, wenn die Zellteilungsforschung neben zahllosen schönen Entdeckungen auch eine Anzahl Hypothesen zeitigte, welche allerdings nur selten das leisten, was man von einer Hypothese, namentlich auf biologischem Gebiete zu erwarten hätte: fruchtbar an kontrollierbaren Deduktionen zu sein, welche ihr erst einen tatsächlichen heuristischen Wert verleihen könnten.

Die Zellteilung ist der vornehmste, zuweilen, wie bei vielen Protisten, der einzige Entwicklungsfaktor; die Aufgaben der Erforschung derselben fallen somit zum großen Teil mit den großen Problemen der Entwicklung der Organischen im allgemeinen zusammen. Das Verkennen dieses Zusammenhanges ist in den meisten Fällen der Grund der Unzulänglichkeit aller bisherigen Erklärungsversuche der Zellteilungsvorgänge.

Am meisten wird wohl im Ausgangspunkte selbst gefehlt: indem die grobe Tatsache der Teilung einer Zelle in zwei Hälften als das einzige bei der Zellteilung angestrebte betrachtet wird, vergißt man zu leicht, daß auch eine wichtige Etappe der Entwicklung, d. h. andere, vielleicht noch unendlich kompliziertere Vorgänge, Hand in Hand mit den Umwandlungen des Zelleibes während der Karyokinese ablaufen können und die Zell- und Kernteilung nur ein unter vielen Prozessen ist. Wir sind ja zu leicht geneigt, gerade derjenigen Erscheinung, welche besonders in die Augen springt, eine hervorragende Bedeutung beizumessen, zuweilen unter Benachteiligung anderer, nicht minder wichtiger, aber weniger hervorstechender.

Es werden wohl viele Tatsachen anzuführen sein, welche mit zwingender Notwendigkeit uns zum Schlusse leiten, daß die Totalität der Vorgänge bei der

Karyokinese und Cytodiärese mit allen Begleiterscheinungen kaum noch als ein, in biologischer Hinsicht, elementarer Vorgang angesehen werden darf, sondern vielmehr aus wenigstens zwei unabhängigen und wahrscheinlich gleich wichtigen Lebenserscheinungen zusammengesetzt ist: mit dem Vorgange der Zellvermehrung pflegen vielmehr weitgehende und ihrer Natur nach noch wenig aufgeklärte stoffliche Umwandlungen in der Zelle einherzugehen, welche möglicherweise für den Fortbestand der Zelle von ausschlaggebender Bedeutung sind und in der Regel, aber durchaus nicht immer mit der Teilung der Zelle zusammentreffen. Alle Vorgänge der Prophasen der Zellteilung als ausschließlich zur letzteren gehörend und nur zu dem einen Zwecke existierend zu betrachten, ist eine, zum wenigsten rein willkürliche Annahme.[1]) Ein Fingerzeig auf die Natur der Umgestaltungsvorgänge, welche gleichzeitig mit der Karyokinese einherzugehen pflegen, wird sich am besten aus einer vergleichenden Betrachtung der Einzelligen mit den Metazoenzellen ergeben, welche ja fast in allen Fällen aufklärend in beiderseitiger Hinsicht wirkt.

Ganz allgemein scheint bei den Protozoen, und zwar nicht nur bei den Infusorien, sondern auch bei anderen Typen, das Bedürfnis nach einer periodischen Verjüngung und Erneuerung des Zelleibes zu sein. Diesem wichtigen Bedürfnisse, deren Erforschung wir in der Hauptsache MAUPAS und R. HERTWIG verdanken, wird durch den wunderbaren Vorgang der Konjugation in der einen oder andern Form Genüge geleistet. Die Konjugation, welche zu komplizierten und anscheinend sehr weitgehenden Umgestaltungen und Austausch der wichtigsten Zellbestandteile und namentlich der Kerne führt, wird vielfach mit den Befruchtungserscheinungen der Metazoen in Beziehung gebracht und hat auch mit denselben sowohl vom rein morphologischen wie auch vom allgemein biologischen Gesichtspunkte, manches Gemeinsame. Nun wird man aber vergebens nach analogen Prozessen in einer Metazoenzelle suchen. Man wird wohl nicht behaupten dürfen, daß ein Bedürfnis darnach nicht vorzuliegen scheint, falls man auf dem Standpunkte steht, daß die Konjugation der Infusorien tatsächlich einer Verjüngung derselben gleich kommt. Abgesehen von den Zellteilungsvorgängen während der Ontogenese, wo die neu entstandenen Tochterzellen unter Umständen im Laufe des individuellen Lebens weitgehende Differenzierungen bis zur nächsten Generation eingehen und wo somit eine Reihe von Generationen übersichtlich betrachtet, ein wechselvolles Bild liefert, sind ja auch die meisten Gewebszellen eines völlig differenzierten Individuums zu zahlloser Teilung und Erzeugung ihresgleichen gezwungen. Wenn man an die tieferen Schichten der Epidermis, der Haarzwiebel, an die Spermatogonien, viele Drüsenzellen usw. denkt, so wird man wohl nicht fehl gehen, wenn man die Anzahl der Generationen während des jahrelangen Lebens eines Metazoon viel höher anschlägt, als solche zwischen zwei Konjugationsperioden oder Depressionsperioden der Protozoen verstreichen. Das, was bei den letzteren (auch trotz reichlicher Nahrung) periodisch als Bedürfnis auftritt und zum Vorschein kommt, wird höchstwahrscheinlich bei den Metazoenzellen aus leicht zu ersehenden Gründen entweder ununterbrochen oder wenigstens recht häufig, jedenfalls in einer viel weniger revolutionären Weise geschehen müssen. Ob diese „Verjüngung“ oder der Ausgleich des Mißverhältnisses zwischen Kern und Plasma in der Metazoenzelle nicht gerade in die Zeit der Karyokinese fällt?

[1]) Vgl. die Beziehungen der Mitose der Amitose und die Uebergänge zwischen beiden Teilungstypen (Kap. VIII).

Es wäre natürlich geradezu leichtsinnig, auf diese theoretische Erörterung hin, eine Hypothese aufzustellen, ohne sie näher begründen zu können; dieselbe wird aber vielleicht als heuristisches Prinzip für die Erklärung der merkwürdigen Unterschiede der Zellteilungsvorgänge der Protozoen und der Metazoenzellen aufklärend wirken können.

Wenn wir eine gemeinsame Charakteristik der Teilungsvorgänge der Protisten zu geben versuchen, deren Detailfragen der weiteren Schilderung zufallen werden, so muß vor allem die volle Unabhängigkeit des Zelleibes der Protozoen von den im Kerne, resp. in den Kernen (Infusorien) sich abspielenden karyokinetischen Vorgängen hervorgehoben werden. Die Form des Tieres, die Struktur und Orientierung des Protoplasmas, geschweige denn der Organellen, werden fast gar nicht von dem Kernvorgange in Mitleidenschaft gezogen. In besonderem Maße fällt das Fehlen der plasmatischen Strukturen auf, welche unter der Bezeichnung als Polstrahlungen usw. zuweilen den ganzen Zelleib der Metazoenzelle vom Grunde aus umwandeln. Es wird dies auch begreiflich, wenn man erfährt, daß alle Elemente der Kernteilungsfigur aus dem Kerne stammen, und daß die Membran desselben vielfach nicht aufgelöst wird, wie es ja fast ausnahmslos bei den Metazoenzellen der Fall ist.

Die weitgehendsten Kernwandlungen im ganzen Zellenleibe treten dagegen bei Protisten entweder bei der vorhin erwähnten Konjugation (Karyo- oder Plastogamie) oder noch mehr, bei der Encystierung auf, welche in gewissen Zeitintervallen, früher oder später, ganz unvermeidlich aufzutreten pflegen.

Wenn wir somit die Tatsachen zusammenstellen, so wird sich eine wesentliche Erweiterung unserer Auffassung der Zell- und Kernteilungsvorgänge ergeben müssen. In demjenigen Typus, wo die Karyokinese tatsächlich nur den Bedürfnissen der Kernhalbierung Genüge zu leisten hat, läuft sie in einer relativ einfachen Form, meistens sogar ohne Auflösung der Kernmembran ab. Die Vertreter dieses Typus (die meisten Protozoen) sind dagegen einem eigentümlichen, periodisch wiederkehrenden physiologischen Zustande unterworfen, welcher mit einer mehr oder weniger tiefgehenden Ummodelung des ganzen Zelleibes und namentlich mit sehr weitgehenden stofflichen Wechselbeziehungen von Kern und Plasma (R. Hertwig) einhergeht. Die Metazoenzellen, welche aus leicht ersichtlichen Gründen, weder eine Konjugation noch eine Encystierung durchmachen können, geben in den komplizierten Vorgängen ihrer Karyokinese deutliche Anzeichen einer entsprechenden Ummodelung ihrer Plasmastrukturen und namentlich Chromatinverteilung und Chromatingehaltes usw. Es wird daher ernstlich zu erwägen sein, ob beide Arten der Karyokinese als tatsächlich physiologisch gleichwertig nebeneinander zu stellen sind, ob nicht vielmehr in dem geschilderten Vorgange der Metazoenzellen ein Komplex der wichtigsten Lebensprozesse zeitlich mit der Zellteilung verknüpft erscheint aber nicht durchaus den Bedürfnissen der letzteren dient. Der eigentümliche Typus der Karyokinese der Protozoen wird gewöhnlich als die phylogenetisch ältere Form dargestellt, welche noch Anklänge an den einfacheren Vorgang der Amitose bietet und durch wachsende Komplikation einen Uebergang zum Metazoentypus bedeuten soll (R. Hertwig u. A.). Wenn gegen diese Ansicht an und für sich nichts einzuwenden ist, so bleiben natürlich dabei die physiologischen Unterschiede und Erwägungen ganz unberührt.

Im gleichen Sinne, wie die komplizierten Umwandlungen der Kern- und Zellsubstanz während der Karyokinese der Metazoen, auf ein komplexes

aus verschiedenen Prozessen zusammengesetztes Geschehn hindeuten, ist wohl auch der Zusammenhang der Kernteilung mit der Zellteilung zu beurteilen. Daß in sehr vielen Fällen, einer regelrecht abgelaufenen mitotischen Teilung eine entsprechende Zellteilung nicht nachfolgt, ist schon seit längerer Zeit bekannt, es wird aber vielleicht nicht allgemein genug beachtet, daß es sich in diesen Fällen nicht ausschließlich um ein quantitativ unvollständiges Geschehen handelt, welches von ungenügender Energieleistung der Teilungsorgane der Zelle ausgehend, die große Masse der inerten Zellplasmas etwa nicht bewältigen könnte. Viele Fälle der pathologischen Kernvermehrung, sowie der normalen Syncytiumbildung, deuten vielmehr mit größter Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß Kern- und Zellwucherung im Grunde genommen unabhängige Vorgänge sind, welche nur dann gleichzeitig ablaufen, wenn es einem bestimmten Zweck gemäß sein muß; so ist ja z. B. die Syncytialbildung im Keimrande der meroblastischen Eier unter diesem Gesichtspunkte zu beurteilen: so lange, oder falls das Syncyitium für Formbildungsvorgänge des Embryos keine Verwertung findet, wohl aber in den intimsten Beziehungen zur Verwertung des Dotters zu stehen scheint, ist selbstredend die Abgrenzung der Zellterritorien nicht nur belanglos, sondern sogar hinderlich. Die intensive Kernteilung entspricht dagegen einem direkten Bedürfnis, möglichst zahlreich verteilte Organe des regen Stoffwechsels zu besitzen; es kommt zur Ausbildung von Energiden (Sachs, Kölliker), nicht jedoch von diskreten Zellen. Unter diesem Gesichtspunkte wird natürlich auch der mechanische Zusammenhang und namentlich jeder Versuch, beide Erscheinungen durch einen gemeinsamen Faktor zu erklären, zu beurteilen sein.

Ein weiterer, wichtiger Punkt des Vergleiches der Bedeutung der Kernteilungen bei Protozoen und Metazoen, ergibt sich schließlich aus der Betrachtung sowohl der veranlassenden Momente als der Begleitumstände der Teilung. Die Zellteilung eines Protozoon, die Halbierung eines Individuums, ist selbstverständlich stets Selbstzweck und ist ja überhaupt eine conditio sine qua non der Erhaltung und Vermehrung der Gattung. Die Gründe für die Teilung einer Metazoenzelle sind viel mannigfaltiger und komplizierter Natur. Daß eine Zellteilung im intimen Zellverbande nur im und für den Dienst des Ganzen erfolgt, ist ja eigentlich notwendig, die Gründe des Vorganges sind aber meist nur im Zusammenhange mit dem Entwicklungsgange oder physiologischen Zustande des Ganzen zu begreifen.

Es wäre eine relativ einfache Aufgabe, sich eine Vorstellung über die notwendige Verknüpfung z. B. der Wachstums- oder Differenzierungsvorgänge eines Keimes mit den Zellteilungsprozessen zu bilden, wenn den letzteren tatsächlich in allen Fällen die ausschlaggebende Bedeutung zukäme, die noch vielfach allgemein angenommen wird. Daß jedoch die ausgedehntesten Differenzierungsprozesse ohne entsprechende Zellteilung vor sich gehen, haben die interessanten Ergebnisse der letzten Jahre, die eigentümlichen „Reparationserscheinungen“ (Morgan, Driesch u. A.) gezeigt. Lillie hat neuerdings den merkwürdigen Fall von Ausgestaltung eines Eies zu einem Trochophora-ähnlichen Gebilde beobachtet, ohne daß es zu einer einzigen Zellteilung gekommen wäre!

Worin ist nun der Grund für den Eintritt einer Kernzellteilung in einer bestimmten Zelle gegeben? Wenn wir uns zunächst an die Furchungszellen der Metazoen wenden, so sind es vor allem zwei Errungenschaften der Forschung der letzten Jahre, die vom großen Interesse sind: je mehr man sich in den Modus und die Reihenfolge der Furchungen vertieft, desto größer erweist sich die Gesetzmäßigkeit der letzteren, (die sog. cell-lineage der amerikanischen Autoren). Die Verfolgung jeder Blastomere

von ihrem Auftreten an, in allen successiven Teilungen und Verschiebungen, welche von zahlreichen, namentlich amerikanischen Forschern ausgeführt wurden, lassen keinen Zweifel mehr darüber aufkommen.[1])

Die älteren Untersucher, welche von den exquisiten Fällen der meroblastischen Eier ausgingen, glaubten annehmen zu können, daß das Tempo oder überhaupt der Eintritt einer Furchung, d. h. einer Teilung einer Blastomere, nur von seinem Dottergehalt abhängig gemacht werden dürfte. Daß diese Feststellung in gröbsten Zügen wohl der Wirklichkeit entspricht, daß schwer mit Dotter beladene Eiabschnitte oder Furchungszellen sich relativ langsamer teilen, kann wohl nicht bestritten werden und wurde zum Ueberfluß auch durch HERTWIG's Centrifugierungsversuche an Froscheiern bestätigt. Es wäre aber verkehrt, aus diesem Umstande den Schluß zu ziehen, daß die Teilungspotenzen der Blastomeren von anderen Momenten gar nicht abhängig wären, daß unter Voraussetzung einer völlig indifferenten Eistruktur, d. h. Mangel an optisch (durch Dotteranhäufungen) nachweisbarer Polarität, auch das Furchungstempo in allen Abschnitten gleich bliebe und jede Blastomere von sich aus, vermöge ihres Teilungsmechanismus zur Halbierung trete. Diese Vorstellung müßte eigentlich zu einem Postulate erhoben werden, solange man mit BOVERI und mehreren anderen Autoren, im Centrosoma dasjenige Zellorgan erblickt, welches in souveräner Weise den Teilungsvorgängen vorsteht. Da, nach der allgemein giltigen Ansicht, die Teilung des einen ursprünglichen Centrosomas des befruchteten Eies (des Spermocentrums), wie auch alle folgenden Teilungen, erbgleiche oder qualitativ gleiche sind (im Gegensatze zu den qualitativen Unterschieden des geteilten Chromatins), so müßten ja in der Tat zwei gleich große und gleich beschaffene Blastomeren, unter Voraussetzung gleicher Außenbedingungen, sich im gleichen Tempo weiter teilen. Die sorgfältigen, oben erwähnten cell-lineage-Arbeiten, welche vorwiegend an verschiedenen Mollusken und Annelideneiern angestellt wurden, belehren uns des Gegenteiles.

Die am meisten hervortretende Eigentümlichkeit der frühen Furchung der Anneliden, Gastropoden und Lamellibranchier ist nach den übereinstimmenden Angaben von WILSON, MEAD, CONKLIN, TREADWELL u. m. A. das Ablaufen der ersten Furchen nach dem radiären Typus, welcher aber allmählich durch den bilateralen ersetzt wird.

Sehr auffallend ist auch die so häufig auftretende Bildung der sog. Mikromeren d. h. eine ganz gesetzmäßig auftretende, sehr ungleiche Teilung einer in ihrer Plasmabeschaffenheit völlig homogenen Blastomere in eine sehr große und sehr kleine Tochterzelle. Aehnliche Vorgänge der sog. Teloblastbildung — einer ungleichen Teilung an dem freien Ende der sog. Mesodermbänder in den Gastrulae der Würmer — treten nach den Untersuchungen der erwähnten Autoren als gesetzmäßige, wichtige, gestaltende Faktoren auf. (Vgl. im übrigen die vorzügliche Schilderung in WILSONS, The Cell usw.).

Daß somit der Gang der Furchung nur unter Bezugnahme auf das Endresultat verstanden werden kann, wird wohl auf Grund der heute bekannten Tatsachen nicht mehr zu bezweifeln sein, auch ein Forscher von der Bedeutung und Objektivität von WILSON, bekennt sich in unumwundener und eindeutiger Weise zu diesem Standpunkte: „we cannot comprehend the forms of cleavage without reference to the end-result, an thus there phenomena acquire a certain teleogical character“.

Es wäre sicher ein Verkennen der wahren Bedeutung der Vorgänge,

---

[1]) Einen besonders prägnanten Fall dieser Art bietet nach CRAMPTON der Furchungstypus der Schnecken. Bei den gewöhnlichen, dexiotropen Arten, lagern sich auch die Furchungszellen entsprechend spiralig, bei den seltenen Leiotropen, ist auch die spiralige Anordnung der Furchungszellen leiotrop.

wollte man diese Schlußfolgerung aus der rein cellulären Betrachtung der Teilungsvorgänge eliminieren. Die Furchung ist ein karyokinetischer und cytodiäretischer Vorgang, er setzt gewisse Faktoren voraus, welche den Stempel des Zweckmäßigen tragen. Wenn wir somit umgekehrt von der Erforschung der Karyokinesen ausgehen, und zunächst unbekümmert um die Beziehungen der betreffenden Zelle, dieselbe als ein freies Individuum betrachten und nach den Gründen des Zustandekommens der Zellteilung fragen, so wird unter diesen Gründen einer anzuführen sein, welcher den Namen des Zweckes oder Zieles trägt, (wohlgemerkt, nicht „Ursache", sondern „Grund").

Wie sehr man sich gegen diesen Gedanken auch sträuben mag, die Entwicklung weist uns Probleme auf, die, unter der Kategorie der Kausalität allein betrachtet, in ihrem Wesen nicht erkannt oder erklärt werden können. Es ist dieselbe Klasse und dieselbe Art der Probleme, wie sie der Psychologie in ihrer Aufgabe, in den Beziehungen des Psychischen zum Physischen entgegentreten. In der gleichen Weise, wie man die Spezifizität der psychophysischen Probleme wohl allgemein anerkennt, müßte man notwendigerweise auch die Zielstrebigkeit der Entwicklung, und mit ihr zusammen auch der Einzelelemente derselben, der Zellteilung und Zelldifferenzierung, einräumen, wenn man auch auf das ominöse Wort des „Vitalismus" stößt. Das weite Gebiet der Biophysik und Biochemie bleibt selbstverständlich dabei ganz unangetastet bestehen, denn soweit es sich um ein „Geschehen" handelt, sind es die Ursachen, die zu erforschen sind, insofern aber ein „Bestehen" (z. B. gegenseitiger Beeinflussung, Beziehungen, Korrelationen usw.) auch in den Rahmen der Erforschung tritt, müssen die Tatsachen auch unter anderen Gesichtspunkten beurteilt werden.

Die Karyokinese hat ihre Ursachen und ihren Mechanismus, sie hat aber auch ihre Gründe. Betrachtet man eine beliebige Furchungszelle als einen Baustein des Keimes, so ist der Eintritt der Teilung als Folge korrelativer Verhältnisse der Zelle zum Ganzen — ihrer Lage zur Ei- oder Keimachse zu betrachten. Die Umsetzung dieser korrelativen Notwendigkeit in eine zur Ursache der Teilung werdende Veränderung im Zelleibe entzieht sich unserem Verständnis in der gleichen Weise, wie der Uebergang eines psychischen Impulses in eine Muskelbewegung — das Problem der psycho-physischen Kausalität. Wenn wir aber bedenken, daß eine Einzelzelle, aus ihrem Verbande gelöst, in gewissem Maße den Charakter und die Leistungen des Ganzen übernehmen kann, so sind natürlich die Begriffe der Korrelation, der Lage zum Ganzen usw., nun auch auf den Inhalt der Zelle zu übertragen. Der Eintritt der Karyokinese setzt nun in der Zelle ähnliche korrelative Beziehungen unbekannter Natur voraus, wie sie vorhin von dem Ei abgeleitet wurden.

Diese Konstatierung hat insofern einen konkreten Wert in Bezug auf Untersuchung des Prozesses der Zellteilung, als damit besagt wird, daß die Karyokinese als Folge von Momenten eingeleitet wird, welche in irgend einer Weise mit der „Verfassung" der Zelle als ganzes im Zusammenhang stehen: wenn man somit Veranlassung findet, von einem „Teilungsorgane" zu sprechen, so ist ein solches nur als Auslösungsmechanismus aufzufassen; man wird nicht sagen dürfen: das Centrosoma oder ein anderes Teilungsorgan (Kinoplasma etc.) ist vermöge seiner stofflichen strukturellen Beschaffenheit zu gewissen in bestimmten Abständen auftretenden Zustandsänderungen befähigt, welche zur Folge die übrigen Zellteilungsvorgänge haben, sondern: gewisse äußere oder innere Faktoren (Beziehungen einer Zelle zu anderen, resp. korrelative Beziehungen innerhalb der Zelle selbst) führen zu bestimmten Zustandsänderungen innerhalb der Zelle, welche einen Vorgang auslösen, der in der Regel durch die Tätigkeit eines bestimmten Zellorganes (sc. des Teilungsorganes) eingeleitet wird.

Dieser Sachverhalt wird stets da im Auge zu behalten sein, wo es sich um eine Beeinflussung oder Hervorrufen einer Zellteilung durch natürliche oder künstliche Eingriffe handelt. Wenn man die Totalität derselben übersieht, als deren vornehmster und rätselhafter der Eintritt der Spermatozoen anzusehen ist, so ist es ein verkehrtes Bestreben, den Energieumsatz oder Energieumwandlung zu suchen oder zu konstruieren, welche das Wesen des Vorganges ausmachen sollten. Gesetzt, man fände, daß z. B. eine bestimmte chemische Zusammensetzung des Außenmediums eine Zelle zur Teilung veranlaßt, so wäre man wohl nicht ohne weiteres berechtigt, an eine Reizauslösung zu denken, die etwa einer Kontraktion des Muskels auf einen entsprechenden Reiz hin gleich zu setzen wäre; der chemische Reiz übt an der Zelle nicht eine eindeutig geregelte maschinelle Auslösung aus, die sich in letzter

Instanz stets nach dem Aequivalenzsatz der Energetik berechnen ließe, sondern ein „Antwortsgeschehen", welches auch nicht energetische Momente enthält.[1])

Eine wichtige, noch wenig erörterte Frage bezieht sich auf die merkwürdig erscheinende Tatsache, daß die meisten hochdifferenzierten Zellen des Metazoenleibes die Fähigkeit der Teilung einbüßen. Die Tatsache allein der weitgehenden Differenzierung könnte wohl kaum zur Erklärung ausreichen, da ja die höheren Protozoen, namentlich Infusorien, Radiolarien usw. wohl das Maximum an cellulärer Differenzierung aufweisen, was den Teilungsvorgang derselben keinesfalls beeinträchtigt. Das Unvermögen zur Teilung bezieht sich auf Ganglienzellen, Sinneszellen und Flimmerzellen. In Bezug auf die ersteren liegt zwar eine positive Angabe von G. Levi vor, welcher Mitosen der Ganglienzellen bei künstlich gesetzten Zerstörungen der Großhirnrinde des Meerschweinchens beschrieben hat; das wiederspricht jedoch so sehr dem gewöhnlichen Verhalten des centralen Nervensystems, welches die gesetzten Defekte stets durch Gliawucherungen ausfüllt, daß wir es jedenfalls mit seltenen Vorkommnissen zu tun haben. Auch in Bezug auf die Flimmerzellen waren bis jetzt keine stichhaltigen Tatsachen einer Vermehrung bekannt; das Unvermögen derselben sich auf karyokinetischem Wege zu vermehren, wurde u. a. zu Gunsten der Hypothese von Lenhossek-Henneguy verwertet, der zufolge das Centrosoma für die Bildung der Basalkörper in Beschlag genommen sein sollte. Frl. Polowzow hatte aber bei Untersuchung des Flimmerepithels in der Pharynxtasche des Lumbricus reichlich Gelegenheit, Mitosen in derselben zu beobachten (Fig. 125). Die Untersuchung der wichtigen Tatsache, wie sich dabei der Flimmerbesatz verhält, mußte jedoch an technischen Schwierigkeiten scheitern. Bei künstlich gesetzten Defekten des Flimmerepithels scheint die Regeneration von nicht flimmernden Zellen auszugehen; bei der Histogenese der Flimmerepithelien findet man zahlreiche Mitosen in den noch flimmerlosen, jedoch nie in flimmernden Zellen.



Fig. 118. Mitose in einer Drüsenzelle (aus einer Zungendrüse einer Salamanderlarve): Die Waben der sich teilenden Zelle bedeutend erweitert, in radiärer Richtung gedehnt, was auf eine Turgorzunahme der Zelle hindeutet.

---

[1]) Der Begriff des Antwortsgeschehens, der als allgemeiner biologischer Faktor in so geistreicher Weise von Driesch verwertet wurde (er stammt von Goltz), ist aus dem psychologischen Begriffsvorrat übernommen worden; am einfachsten läßt sich etwa der Sachverhalt durch das Zustandekommen eines Urteilsinhaltes auf eine sinnliche Empfindung hin verdeutlichen. Ebenso, wie die Ursache des Zustandekommens eines Urteils und mittelbar eines nachfolgenden, z. B. motorischen Impulses, von adäquaten Energieumsätzen in der betreffenden Ganglienzelle herrührt, aber der Inhalt des Urteils von der Ursache in eindeutiger Weise nicht bestimmt gedacht werden kann, wird auch das Zustandekommen einer Zellteilung, wie wir dieselbe aus der Auffassung der Entwicklungsvorgänge ableiten, in funktionaler aber nicht in kausaler Abhängigkeit zum einwirkenden Reiz, sei es Befruchtung, chemischer Reiz usw. stehen müssen.

Selten werden auch Mitosen in arbeitenden Drüsenzellen beobachtet, obwohl man auch hier ab und zu auf solche trifft (Fig. 118).

Von Interesse sind die Beziehungen der Sekretionserscheinungen zu mitotischen Vorgängen, wie sie neuerdings von Meves für die Nierenepithelien der Salamanderlarven untersucht wurden; die weitere Verarbeitung und namentlich die Verflüssigung des Sekretes scheint während der späteren Mitosestadien völlig still zu stehen und erst während der Anaphasen wieder ihren normalen Fortgang zu nehmen. Irgendwie entsprechende Beeinflussungen durch die Mitose in den Drüsen der Zunge der Salamanderlarve konnte ich allerdings nicht nachweisen.

Nach den vorliegenden spärlichen Tatsachen sind wir somit durchaus nicht berechtigt, bestimmten Zellenarten das Vermögen der Teilung völlig abzusprechen. Daß aber solche Teilungen in manchen Zellen zu Ausnahmen gehören oder gar nur unter abnormen Bedingungen, z. B. Regenerationen vorkommen, wird wohl, unter Berücksichtigung ihrer Natur und namentlich ihrer Verbindungen nicht überraschend sein können.

Wenn wir zunächst von den feineren Vorgängen der Kernteilung absehen, welche in zu einseitiger Weise bei der Schilderung der Zellteilung in den Vordergrund geschoben zu werden pflegen und den Ablauf der Zellteilung an den Veränderungen ihrer äußeren Konfiguration studieren, so bietet sich uns hier die allergrößte Mannigfaltigkeit, die sich vorläufig noch kaum unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt subsumieren läßt.

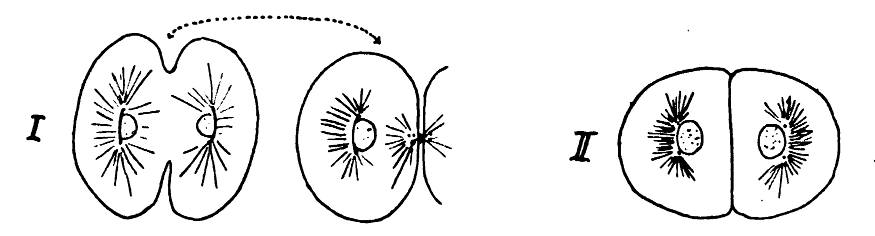


Fig. 119. Zwei verschiedene Teilungsmodi bei verschiedenen Individuen von Strongylocentrotus lividus. (Nach Boveri '901, vereinfacht u. verkleinert.)

Die einfachste Ausgangsform der Mutterzelle ist eine fast vollkommene Kugel, wie sie bei der überwiegenden Mehrzahl der Eizellen auftritt. Schon die ersten Schritte der Zellteilung bieten bedeutende Verschiedenheiten der äußeren Form; man kann im allgemeinen sagen, daß die kleinen Eier, wie z. B. der Echinodermen, Würmer (Ascaris u. a.) Säuger, eine deutliche ellipsoide Gestalt annehmen, bevor die Vorgänge der Zellhalbierung eingeleitet werden. Manche andere, dotterreiche Eier (Frosch) weichen von ihrer exquisiten Kugelform bis zur völligen Trennung der beiden Hälften nicht ab. Man wäre zunächst geneigt, diese Abweichungen durch den nachfolgenden Zelldurchschnürungsmechanismus zu erklären, indem bei größeren dotterreichen Eiern eine kaum nennenswerte Einschnürung der ganzen Masse, hauptsächlich ein eigentümlicher Dehiscenzvorgang (s. u.) zur Entstehung der zwei ersten Blastomeren führt, die kleineren Eier sich in vielen Fällen durch eine deutlich bisquitförmige Einschnürung halbieren; dieser

Modus ist aber merkwürdigerweise nicht der einzige und kommt ganz promiscue mit dem ersterwähnten vor. Boveri erwähnt z. B. neuerdings das Vorhandensein beider Modi bei Stongylocentrotus liv. (Fig. 119). Eine befriedigende Erklärung der ellipsoiden Streckung der Eier, sowie der letzterwähnten Verschiedenheiten bleibt noch völlig aus; die Tatsache selbst wird abervon gewisser Bedeutung für die späteren Erklärungsversuche des Zelltrennungsmechanismus sein.

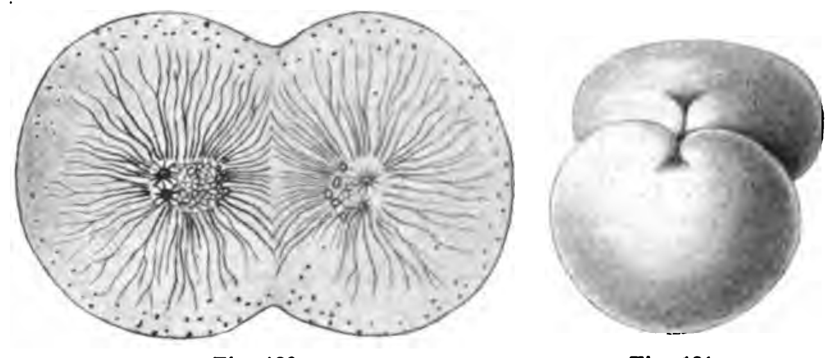


Fig. 120. Fig. 121.

Fig. 120. Erste Furchung des Eies von Cerebratulus. (Nach Coe '99.) Häufig vorkommender Zellteilungsmodus kugeliger Zellen.

Fig. 121. Beginnende Furche an den Blastomeren eines Ctenophoreneies. (Nach H. E. Ziegler '96.)

Ein ganz eigentümlicher und bis jetzt anscheinend einzigstehender Zellteilungsmodus wurde bei der Furchung des Ctenophoreneies von H. E. Ziegler entdeckt. Die Furche schneidet am animalen Pole etwa sattelförmig ein und dringt einseitig in die Tiefe, woraus schließlich völlig isolierte und nur an ihrem vegetativen Pole durch eine dünne Plasmabrücke verbundene Blastomeren entstehen. Die Erklärungsversuche dieses eigentümlichen Durchschnürungsmechanismus werden weiter unten mitgeteilt.

Die Konfigurationen der sich teilenden jungen Furchungszellen entsprechen im großen und ganzen dem Verhalten des ganzen Eies. Im allgemeinen scheint jedoch die Abrundungstendenz der Blastomeren der späteren Generationen im Vergleich zu den ersten Blastomeren zuzunehmen, was schließlich in der Bildung exquisiter Morulae auch bei stark dotterhaltigen, sogar meroblastischen Eiern zum Ausdruck kommt.

Wenn man von diesen relativ einfachen Verhältnissen der in ihrem ganzen Territorium in Hinsicht auf den Aggregatzustand homogenen Zellen absieht, so tritt uns vor allem die weite Kluft zwischen den meisten Protozoen und den Metazoenzellen in Bezug auf das Verhalten des Zelleibes als Ganzes bei der Teilung entgegen. Die Protozoen mit konstanter Körperform büßen dieselbe bis zur Ein- und Durchschnürung in nennenswerter Weise nicht ein. Es treten dagegen komplizierte Neubildungs- und Resorptionserscheinungen auf, welche durch die notwendig werdende Neubildung verschiedener Organe in den Tochterhälften (z. B. des Cytostoms in der hinteren

Hälfte etc.) resp. ihrer Anpassung an die geringen Dimensionen der jungen Individuen bedingt werden.[1])

Die interessanten Vorgänge der Teilung der Panzerflagelaten wurden an dem Ceratium hirundinella in sehr eingehender Weise von LAUTERBORN geschildert. In besonderem Grade auffallend sind hier die reinen Dehiscenzerscheinungen sowohl der Panzertafeln, wie auch des Plasmas. Es ist zu beachten, daß die Trennung der beiden Plasmahälften ohne jede Andeutung von Abrundung oder Einschnürung erfolgt, daß vielmehr eine scharfe wie mit dem Messer gezogene Trennungslinie dieselbe besorgt. Bei den meisten Infusorien, welche nicht den Encystierungszustand zur Vermehrung benutzen, geht die Fortpflanzung als Querteilung vor sich, wobei die wenigsten Organellen durch Halbierung auf die Tochterindividuen übergehen, meistens jedoch zum Teil auf dem vorderen, zum anderen auf dem hinteren Sprößling, je nach ihrer Lage de novo gebildet werden (SCHUBERG, JOHNSON am Stentor coeruleus, WALLENGREN an hypotrichen Infusorien) (Fig. 123). Sehr interessant ist es auch, daß abgesehen von diesen Neubildungserscheinungen, auch ausgedehnte Resorptionen der alten, ihrer Lage oder Größe nach unnütz oder unbequem gewordenen Organellen, wie Cilien usw. stattfindet.

Fig. 122. Ein aus der Teilung soeben hervorgegangenes Individuum von Ceratium hirundinella. (Nach LAUTERBORN '95.)

In wie hohem Maße diese Vorgänge mit den Regenerationserscheinungen und den neuerdings studierten Reparationserscheinungen der Metazoen zusammenfallen, braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden.

Die Teilungserscheinungen der Sarcodina bieten ebenfalls vieles für die Auffassung des Mechanismus der Teilung Bemerkenswertes. Die nackten Amöben teilen sich durch einfache Durchschnürung ohne jede Tendenz zur Abrundung des Körpers. Die Pseudopodien erleiden keinerlei Veränderungen; bei Heliozoen werden dieselben dagegen völlig eingezogen (SCHAUDINN). Die Thekamöben (namentlich Difflugien — GRUBER, VERWORN, RHUMBLER) und die Filosa (Englypha alveolata — SCHEWIAKOFF) bieten ein exquisites Beispiel unter den Protozoen von völliger Unabhängigkeit der Kernteilung und der entsprechenden Zelldurchschnürung, welche in diesen Fällen viel eher

[1]) Was allerdings in keiner Beziehung zum Typus der Kernteilung selbst steht (vgl. S. 212).

einer Zellneubildung durch Knospung gleichgestellt werden darf. (Fig. 124).

Eine wohl am meisten in die Augen springende Veränderung der sich zur Teilung anschickenden Metazoenzellen ist ihre bedeutende Abrundungstendenz, welche unter allen Umständen und bei ver-

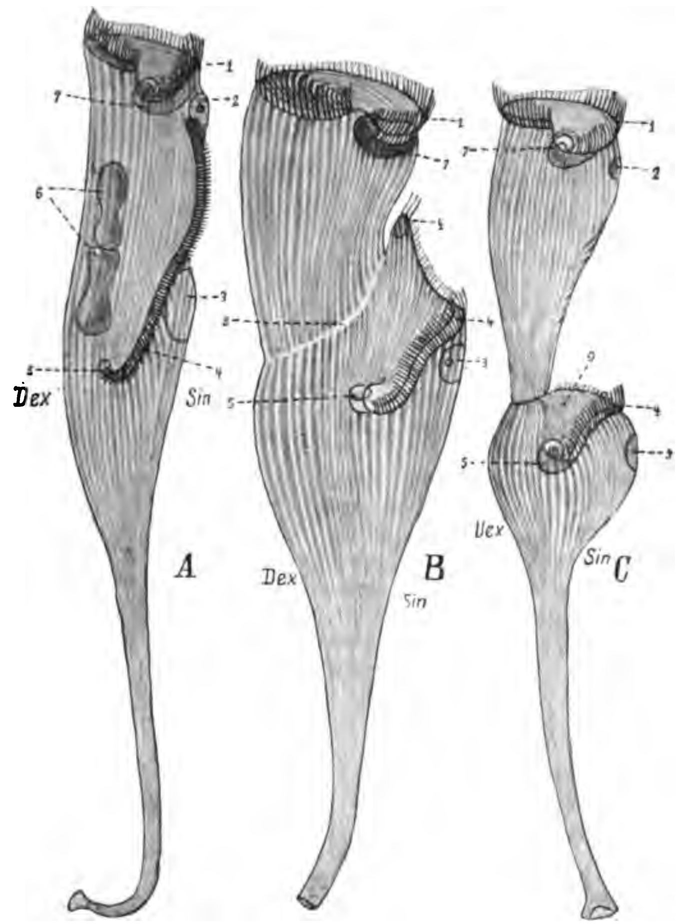


Fig. 123. 3 Teilungsstadien des Stentor coerulens. Neubildung der aderalen Wimperzone des hinteren Individuums usw. (Nach Johnson '93, aus Lang '901.)

schiedensten Zellformen zur Geltung kommt. Besonders auffallend ist die Erscheinung bei cylindrischen Epithelien und bei ganz flachen reich verzweigten Zellen, z. B. Bindegewebszellen der Gefäßendothelien. Wie bedeutend die Abrundungstendenz des ersteren sein kann, ergibt sich schon aus ihrer fast ständig erfolgenden Ablösung von der Basalmembran und Auslösung aus der Schlußleiste (Fig. 125).

In sehr treffender Weise hat neuerdings F. Reinke diese Turgorzunahme als einen wichtigen Faktor beim Zustandekommen der Zellteilung aufgefaßt. Daß der Turgor auf reichlicher Flüssigkeitsaunahme seitens der sich zur Teilung anschickenden Zelle beruht, darf wohl als feststehend angenommen werden. Es spricht dafür, abgesehen von der Formänderung im Sinne der Abrundung, auch eine deutlich

wahrnehmbare Verflüssigung des Zelleninhaltes. Die karyokinetische Figur ist stets von einem hellen Hofe umgeben, der Zelleib aufgehellt, aufgelockert usw. Es scheint, das die Verflüssigung eines Teiles des Plasmas in keinerlei direkter Beziehung zu den Durch-

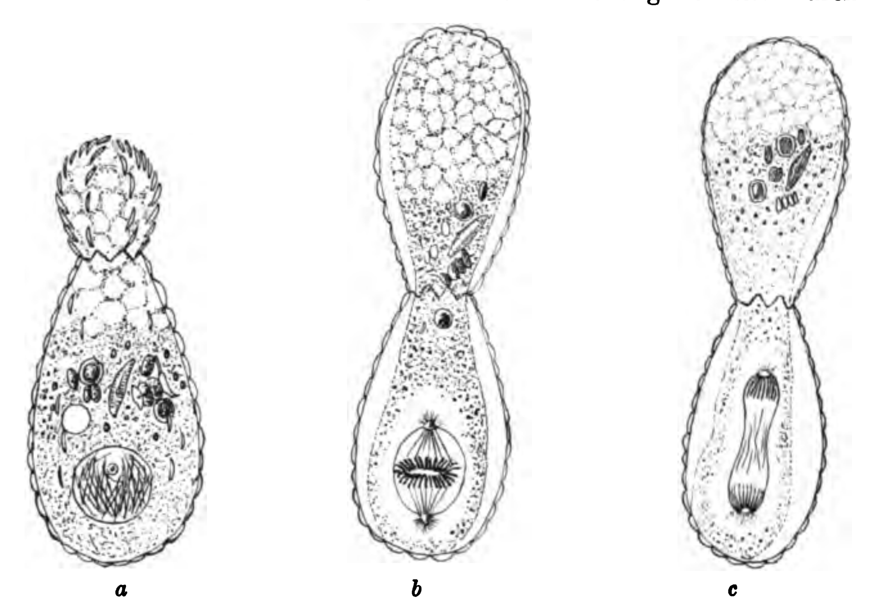


Fig. 124. Drei Teilungsstadien eines Rhizopoden, Euglypha (nach SCHEWIAKOFF '88). Aus der Schalenöffnung tritt eine allmählich an Größe zunehmende Plasmaknospe hervor, an deren Oberfläche sich ein neuer Panzer herausdifferenziert. Die Kernteilung läuft in der ursprünglichen Hälfte ab und der Tochterkern wandert in die neugebildete hinein.

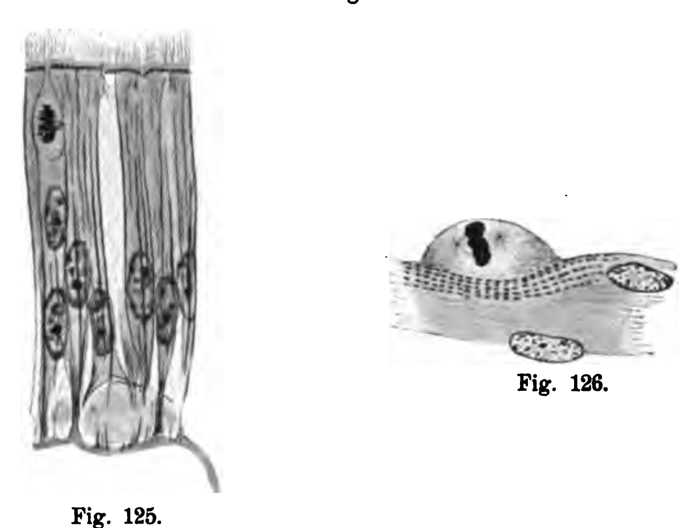


Fig. 125. Karyokinese in zylindrischem Flimmerepithel des Lumbricus. (Nach POLOWZOW '903.)

Fig. 126. Karyokinese in einer quergestreiften Muskelfaser. Die Querstreifung nur zum Teil eingezeichnet. (Nach GODLEWSKI '900.)

schnürungsvorgängen des Zelleibes steht, sondern vielmehr den Bedürfnissen der karyokinetischen Figur selbst entspricht; am besten kommt dies in denjenigen Fällen zum Vorschein, wo die Zelle selbst von dem karyokinetischen Vorgange unberührt bleibt und es lediglich zur Kernvermehrung kommt. Als gutes Beispiel können die

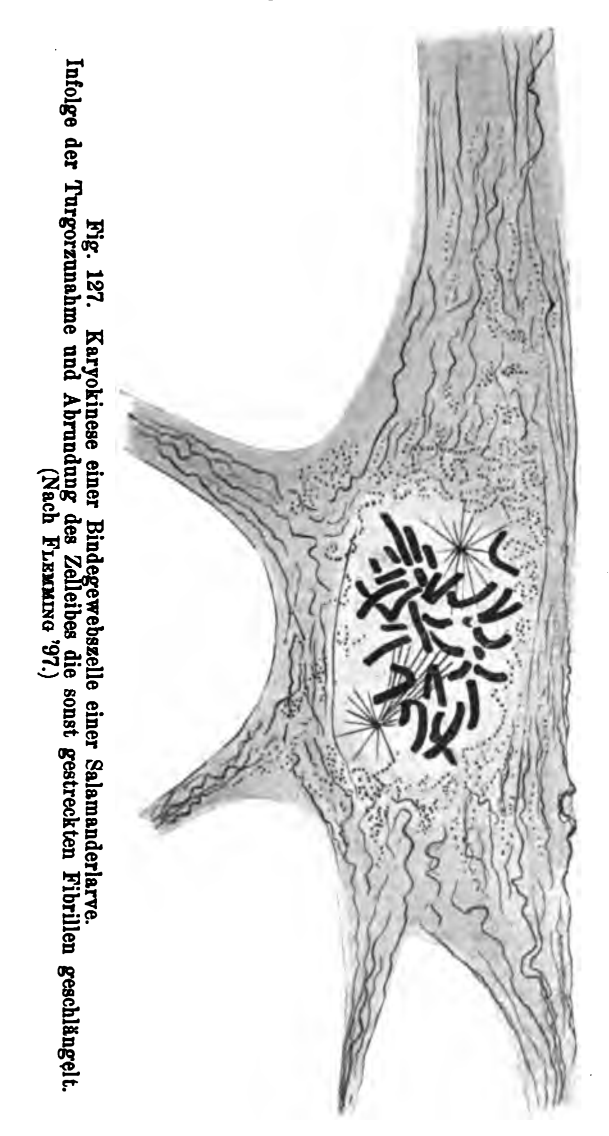


Fig. 127. Karyokinese einer Bindegewebszelle einer Salamanderlarve. Infolge der Turgorzunahme und Abrundung des Zelleibes die sonst gestreckten Fibrillen geschlängelt. (Nach FLEMMING '97.)

quergestreiften Muskelfasern angeführt werden, deren Kernvermehrung in der neueren Zeit von GODLEWSKI genauer untersucht wurde. Die Anhäufung eines hellen Plasmas um die karyokinetische Figur, welche mit einer deutlichen Dehiscenz oder Ablenkung der Fibrillen verbunden ist, oder vielmehr dieselben bedingt, ist ganz auffallend (Fig. 126). Man dürfte wohl kaum an ein wirkliches Zuströmen des Protoplasmas von

den benachbarten Zellpartien zum Kern denken, da ja die Zwischenscheiben wohl kaum eine ausgedehntere Verschiebung des Plasmas zulassen würden. Es wird sich wohl in diesem Falle in erster Linie um eine wirkliche Turgorzunahme durch Flüssigkeitszufluß handeln.

Ein interessanter und noch nicht genügend untersuchter Punkt der Zellteilung bezieht sich auf den Grad der Einschmelzung der Zelldifferenzierungen und Zellorganellen bei der Zellteilung.

Die Erfahrungen an den hochorganisierten Protozoen, die S. 219 mitgeteilt wurden, zeigten, daß nur ein Teil der mütterlichen Organellen durch direkte Halbierung auf die Tochterindividuen übergeht, eine Anzahl derselben naturgemäß neu entstehen muß. Die vorliegenden, auf die Metazoenzellen bezüglichen Tatsachen, sind dagegen recht spärlich, was ja teilweise damit zusammenhängt, daß die hochdifferenzierten Zellen sich nur in seltenen Fällen noch zu vermehren vermögen. Inwiefern differenzierte Myofibrillen eingeschmolzen werden können, ist uns noch nicht ausreichend bekannt, obwohl nach den Angaben von Barfurth, die Streifung der Muskelfasern bei Amphibienlarven in der Nähe der künstlich gesetzten Defekte und nachfolgender Kernwucherung bedeutend abblassen. Bindegewebsfibrillen werden nach

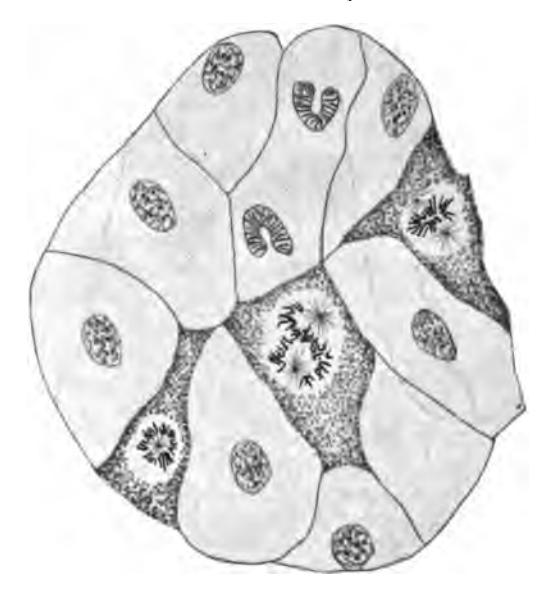


Fig. 128. Lungenepithel der Salamanderlarve mit Mitosen. Dunkelung der in Teilung begriffenen Zellen. (Nach Flemming '91.)

Flemming's Angaben nicht alteriert, wohl aber durch Turgorzunahme der Zelle und Vermehrung ihrer Streckung in ihrem Verlaufe beeinflußt (Fig. 127).

Die mit Sekret gefüllten Drüsenzellen scheinen in den Prophasen der Mitose ein Teil desselben zu verflüssigen oder wenigstens dicht an die Zelloberfläche zu verdrängen; ist das Sekret in großen Wabenräumen im verflüssigten Zustande angesammelt, so nehmen die Waben deutlich an Volumen zu und zeigen durch ihre Dehnung die Richtung der Turgorzunahme an (Fig. 118).

Die wichtige, ja kardinale Frage, in welchem Sinn und Umfange Veränderungen im undifferenzierten Cytoplasma während der Mitose vor sich gehen, wurde soweit zu ersehen, in ernster Weise nur von FLEMMING gewürdigt. Wir verdanken ihm sehr interessante Feststellungen an verschiedenen Epithelien des Salamanders: in der nächsten Umgebung des Kernes ist als ständige Erscheinung eine Aufhellung des Cytoplasmas, welche auf eine bedeutende Auflockerung des Gerüstes zurückführbar ist, zu konstatieren. Der größte Teil des Zelleibes weist jedoch als konstante Erscheinung eine bedeutende Verdichtung (stärkere Lichtbrechung) und eine Dunkelung des Plasmas auf (Fig. 128).

„Abgesehen von einer Verdichtung des Plasmagerüstes, spielen jedoch dabei noch andere, sehr wichtige Faktore mit: die Zelle scheint während ihrer Teilung durch und durch mit einer besonderen Substanz durchtränkt oder, um mich vorsichtig auszudrücken, durch und durch eine besondere physikalische oder chemische Beschaffenheit zu besiten, welche sie eben auch durch und durch stärker befähigt

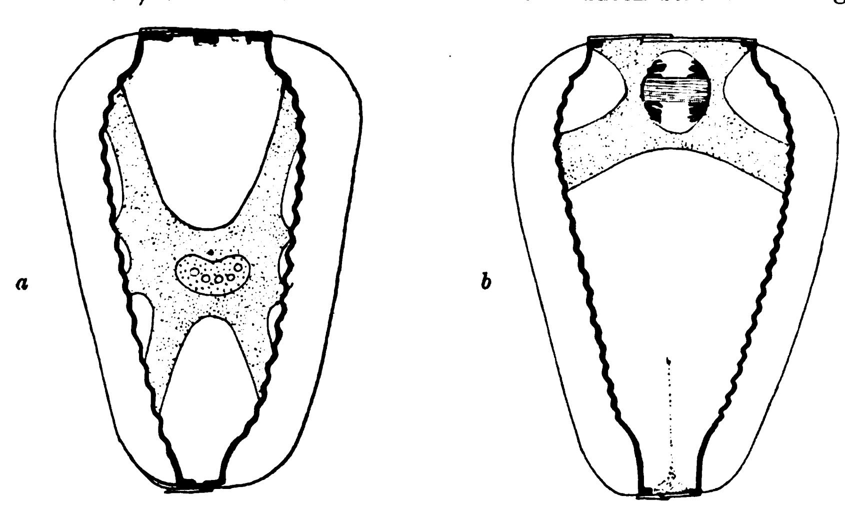


Fig. 129. Eine Diatomee (Surirella calcarata) im Ruhestadium (*a*) und späterer Teilungsphase (*b*) um die gesetzmäßigen Formänderungen der Plasmamasse und ihre Wanderung gegen den stumpfen Pol zu demonstrieren.
(Nach R. LAUTERBORN '96, verkleinert und vereinfacht.)

macht, sich mit Osmium oder Chrom zu dunkeln und mit nachfolgenden Tinktionen stärker zu färben. Etwas derartiges aber kann für die Erforschung über die Biologie der Zellteilung und der Zelle überhaupt ganz gewiß nicht gleichgültig sein ...“ Obwohl diese Beobachtungen und Bemerkungen aus dem Jahre 1891 stammen, scheinen diese Untersuchungen von den nachfolgenden Autoren nicht wieder aufgenommen worden zu sein.

Es wurde bereits an dem Beispiele der Epithel-, Muskel- und Bindegewebszelle zu zeigen versucht, wie bedeutend die Abrundung oder richtiger, die Turgorzunahme des Zelleibes, resp. der Zufluß von Flüssigkeit oder Plasma zur karyokenetischen Figur in der Mitose zu sein pflegt. Am deutlichsten werden selbstverständlich diese Erscheinungen bei Zellen zu beobachten sein, welche, wie die Mehrzahl der

pflanzlichen, eine unregelmäßige, stets variierende Verteilung ihres Plasmas innerhalb des relativ sehr großen, an Flüssigkeitsansammlungen reichen Zelleibes aufweisen; es finden auch in der Tat sehr weitgehende, wie es scheint ganz gesetzmäßige Wanderungen der Plasmamassen und Anhäufungen desselben in bestimmten Zellpolen statt, welche nicht anders, als den Bedürfnissen der Mitose angepaßt verstanden werden können (vgl. Fig. 129).

Die wenigen angeführten Beispiele mögen als Hinweis genügen, daß wir mit den Vorgängen der mitotischen Kern- und Zellteilungen in der Regel auch andere, tief in das Leben der Zelle eingreifende Umwandlungen verknüpft antreffen, deren nähere Erforschung sowohl als Selbstzweck dringend geboten erscheint, als auch ein besseres Verständnis der Einzelheiten der Mitose selbst uns geben könnte.

Die Schilderung der karyokinetischen Zellteilung ist mit großen Schwierigkeiten verknüpft; abgesehen von der geradezu bewältigenden Maße der vorliegenden Tatsachen, Abweichungen und Variationen analoger Vorgänge, laufen gleichzeitig und anscheinend voneinander unabhängig, mehrere Prozesse ab, die nur im Zusammenhange miteinander in richtiger Weise gewürdigt werden können. Je mehr sich unsere Kenntnis der tierischen und pflanzlichen Mitose vertieft, desto allgemeinerer Natur müssen unsere Aussagen über den Hauptcharakter und Bedeutung der Einzelprozesse derselben werden; man muß wohl bekennen, daß in der Mitose alles möglich ist und alles schon einmal beobachtet wurde und jede Regel oder Gesetz sehr weitgehende Ausnahmen erleidet. Auch die Uebergänge zwischen Mitose und Amitose werden immer verwaschener, so daß man zuweilen recht unschlüssig wird, ob man einen gewissen Teilungstypus des Kernes zur einen oder zur anderen Art hinzurechnen soll.

Wenn wir das Endergebnis der Detailschilderung schon hier vorwegnehmen versuchen, so ist nur die eine allgemein gültige Fassung des Wesens der Mitose möglich: es ist ein dynamischer Vorgang; die Zelle stellt hier ein, seiner Energieart nach unbekanntes Kraftfeld dar, welches gegen bestimmte Bezirke oder Punkte hin ein Potentialgefälle aufweist. Die spezielle Beschaffenheit der Zelle mit der Gesamtheit ihrer Organe bildet den Rahmen, in welchem und durch welchen die Potentialdifferenz in Arbeit umgesetzt wird. Die Art des Umsatzes, seine Umstände und Einzeletappen, somit die Konfiguration des Zellteilungsvorganges werden durch die „Bedingungen" des sich im Felde befindlichen Systems, d. h. die Gesamtheit der Zellarchitektur bestimmt, das Endresultat dagegen durch die Anfangsbedingungen des Feldes selbst. Dieser ganz allgemeinen Charakterisierung fügen sich wohl alle bekannten Typen der Karyokinese.

Diese Fassung kommt wohl am nächsten der von R. Hertwig in seiner wichtigen Arbeit über Teilung des Aktinosphärium vertretenen Anschauung: „ich persönlich finde keinen Grund der uns zwänge, alle Erscheinungen der Karyokinese als Aeußerungen einer und derselben Kraft zu deuten. Die Faserungen, welche bei den Kernteilungen auftreten, lehren uns nur das Eine, daß Kräfte in Tätigkeit sind, deren Wirkungsweise zu einer Region (dem Ausstrahlungscentrum, den Spindelpolen) in bestimmter Weise orientiert

ist. Ob dagegen eine centripetale Bewegung (z. B. Zug oder anziehende Wirkung) oder eine centrifugale Bewegung (abstoßende Wirkung, Druck) ausgeführt wird, das bleibt eine offene Frage. So ist es denn sehr gut möglich, daß ähnliche Figuren durch ganz verschiedene Ursachen bedingt sind und nur ein detailliertes Studium aller mit den Figuren verknüpfter Begleiterscheinungen kann feststellen, welche Annahme im einzelnen Falle die größere Wahrscheinlichkeit für sich hat".

Kapitel VII.

Der Vorgang der Karyokinese.

A. Chromatische Figur.

Ein einigermaßen allgemeingültiges Schema für den indirekten Teilungsvorgang, die Karyokinese, läßt sich, streng genommen, nur für das Verhalten der chromatischen Teile des Kernes aufstellen, das Verhalten der übrigen Teile und Organe der Zelle ist in der Tat so sehr variabel, daß ein Hervorheben eines bestimmten Typus vor den anderen, weniger dem inneren Wesen des Vorganges, als vielmehr der Häufigkeit seines Vorkommens oder gar der historischen Tradition entsprechen müßte.

Die hervorragende Sonderstellung, welche von dem Chromatin während der mitotischen Vorgänge eingenommen wird, ist auch der hauptsächlichste Grund gewesen, welcher die meisten Forscher dazu bewog, in der komplizierten Maschinerie der Mitose ausschließlich Vorrichtungen zur gleichmäßigen Verteilung des Chromatins der Mutterzelle auf Tochterzellen zu erblicken (besonders eingehend von Roux ausgeführt '83). Es stand auch im besten Einklang mit dieser Anschauung, die geringe Beachtung, welche von der Forschung dem direkten Kernteilungsmodus, der Amitose, oder vielmehr seiner biologischen Bedeutung geschenkt wurde; nachdem jedoch die neueren Forschungsergebnisse der Amitose, immer mehr ihr rein physiologisches Vorkommen, wie auch die ungeschwächte Lebensfähigkeit der auf diesem Wege entstandenen Zellen dartun, und sogar physiologische Uebergänge der beiden Typen ineinander zur Beobachtung gelangen, wird sich wohl unsere einseitige Auffassung der Bedeutung der Einzelvorgänge der Karyokinese um etwas verschieben müssen.

Wenn wir nun den Versuch machen, ein Schema der Karyokinese zu geben, und namentlich die chronologische Folge ihrer Einzeletappen anzudeuten, so wird es nur als notwendige Konsequenz des Gesagten erscheinen, wenn in dem Schema ausschließlich das Chromatin Berücksichtigung findet.

Die sog. achromatische Figur kann nur unter gleichmäßiger Berücksichtigung aller, stark divergierter Einzeltypen geschildert werden (vgl. nächsten Abschnitt).

Die hervorstechendste Erscheinung der sog. Prophasen (Stras-

BURGER) ist die scharfe Individualisierung der einzelnen, im Kern zerstreuten Chromatinbrocken zu einem wohlgeformten, geschlängelten Knäuel (Spirem, FLEMMING); es folgt nun ein segmentaler Zerfall des kontinuierlichen Chromatinfadens in einzelne Chromatinschleifen (Chromosomen), welche sich nach manchen Umlagerungen zu einem Mutterstern zusammenfügen und als Aequatorialplatte sich in ein radiärsymmetrisches Verhältnis zur achromatischen Figur stellen. Damit ist auch die Metaphase abgelaufen. Nach einer längeren oder kürzeren Ruhepause beginnt nun der kardinale Vorgang der Karyokinese, die Halbierung des Chromatinmaterials der Aequatorialplatte behufs Bildung der Tochtersterne — die Anaphasen; indem die halbierten Chromosomen der Aequatorialplatte das Centrum der karyokinetischen Figur verlassen und gegen ihre Pole wandern, bilden sie die sog. Tochtersterne, aus welchen dann die Tochterspireme und schließlich die ruhenden Tochterkerne werden. Gewisse gesetzmäßige Stellungsänderungen der eben entstandenen Tochterkerne gegen die Achse der karyokinetischen Figur kann man mit M. HEIDENHAIN als Telophasen bezeichnen.

Das Verständnis der mitotischen Vorgänge am Kern setzt eine genaue Kenntnis seiner Morphologie im „ruhenden“ Zustande voraus. Es ist gewiß ein Beweis für die noch sehr mangelhafte Kenntnis der biologischen Bedeutung des Zellkernes, wenn wir in der vorangegangenen Schilderung des Zellebens von der Besprechung der Morphologie des Kerns absehen konnten, da sich an dieselbe keinerlei biologische Vorstellungen anknüpfen lassen. Bei der Schilderung der karyokinetischen Vorgänge kommt die erstere auch nur insofern in Betracht, als es sich ja für uns um ein ausschließlich morphologisches Phänomen handelt.

Bei der Schilderung der Morphologie des Kerns, welcher eine sehr weitgehende Mannigfaltigkeit in Form und innerer Beschaffenheit aufweist, gehen wir in zweckmäßiger Weise im wesentlichen von der von M. HEIDENHAIN, REINKE und WALDEYER vertretenen Auffassung aus, welche noch neuerdings von M. HEIDENHAIN in erweiterter Form geschildert wurde:

Es können zunächst diejenigen Kerne als Ausgangspunkt der Betrachtung gesetzt werden, welche noch keinerlei Struktur, oder besser Architektur aufweisen, und nur mit Basi- und Oxychromatinkügelchen ausgefüllt sind, zwischen denen ein unfärbbarer Inhalt, das sog. Linin der Autoren vorkommt. Exquisite Repräsentanten dieser Art sind nach M. HEIDENHAIN die Kerne der kleinsten Leukocytenformen; in besonders schöner Ausprägung, auch am lebenden Kerne zu beobachten, kommt der granuläre Aufbau in den Kernen der Spinnendrüsen der Raupen vor, wo er in ausführlicher Weise von KORSCHELT und MEVES geschildert wurde; die großen reich verzweigten Kerne der Spermazellen sind außerordentlich reich an Chromatin, welches in Form kleinster, fast stets gleichgroßer Körner (Mikrosomen — KORSHELT) verteilt ist. Abgesehen von diesen, sind noch zahlreiche „Makrosomen“, nach MEVES aus Nukleolarsubstanz bestehend, sonst aber keine weiteren Strukturelemente oder architektonischen Verhältnisse innerhalb der Kerne vorhanden (Fig. 130a).

Diesem, mehr durchgehend homogenen Typus nähern sich auch

die Kerne der meisten Protozoen; es kommt jedoch eine wichtige Struktureigentümlichkeit derselben hinzu, welche in ihrer prinzipiellen Bedeutung wohl mehr als einige wenige Specimina umfaßt: wie aus den Untersuchungen von BÜTSCHLI, LAUTERBORN und SCHAUDINN mit Sicherheit hervorgeht, ist das in kleinen regelmäßigen Körnern verteilte Chromatin, stets in den Knotenpunkten eines achromatischen Wabenwerkes, welches nach der herkömmlichen Bezeichnung als Linin unterschieden wird, eingelagert. Die vitale Präexistenz der die

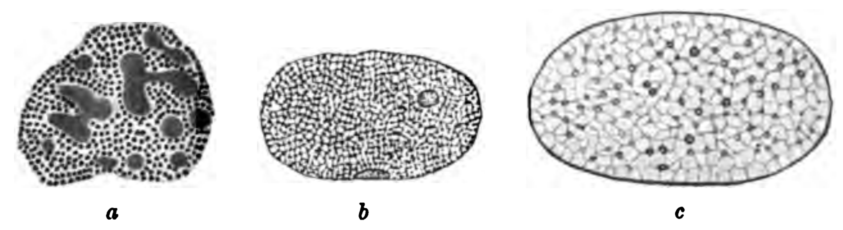


Fig. 130. Kerne mit einfachen Strukturverhältnissen.
a Granulärer Typus: ein Kernast (quer getroffen) aus dem verzweigten Kern der Raupe von Phalera bucephala (Makro- und Mikrosomen). (Nach MEVES '97.) *b* und *c* alveolärer Typus, *b* Kern eines Dinoflagelaten (Ceratium hirundinella) (nach R. LAUTERBORN '95), *c* Kern einer lebenden Acinete (nach BÜTSCHLI '92).

Granula verbindenden Lininstränge und ihre Interpretation als optischer Ausdruck eines Wabenwerkes erscheint nach den Schilderungen der oben erwähnten Autoren als völlig gesichert. Es wird daher vielleicht auch die von M. HEIDENHAIN als Ausgangspunkt der Kernstruktur angenommene einfachste Zusammensetzung des Kernes aus einzelnen dichtgefügten Oxy- und Basichromatingranula, unter dem von BÜTSCHLI, LAUTERBORN, SCHAUDINN u. A. vertretenen Standpunkte zu ergänzen oder zu korrigieren sein. Abgesehen von den allgemeinen, dabei in Betracht kommenden Gesichtspunkten, spricht zu Gunsten dieser Auffassung auch die Unvollständigkeit des durch KORSCHELT, MEVES und andere Forscher, welche nur granuläre Bildungen berücksichtigen, gelieferten Bilder; wir können uns, in der Tat, auf Grund derselben gar keine Vorstellung über die Beschaffenheit der intermikrosomalen Grundsubstanz bilden.

Die scheinbare Kluft zwischen beiden vorgetragenen Auffassungen wird jedoch viel geringer, wenn wir ein weiteres Element des Kernes, den sog. Kernsaft der Autoren berücksichtigen; ähnlich, wie bei Annahme einer wabigen Beschaffenheit der fein gleichmäßig gebauten Kerne der Protozoen, die Maschen des Wabenwerkes durch das Enchylemm, den Zellsaft ausgefüllt sind, treten nach der Auffassung von WALDEYER, REINKE und M. HEIDENHAIN, innerhalb des dichten Gefüges der Chromatingranula rundliche, meistens durchscheinende oder vakuolenartige Lücken auf, welche von REINKE mit dem Namen Oedematin belegt wurden. Wenn wir dieselben Oedematinvakuolen in feiner, dichter Verteilung auch innerhalb der aus dichten gleichgroßen granulären Elementen aufgebauten Kerne annehmen und das Oedematin mit dem Enchylemm der BÜTSCHLI'schen Waben identifizieren, so könnten wir zu einer einheitlichen und wohl ziemlich sicher begründeten Vorstellung über die einfachste, bekannt gewordene Kernstruktur gelangen, indem wir die Wabensepta des gleichmäßig

wabig gebauten Kernes aus dem Linin resp. Plastin der Autoren uns zusammensegetzt denken, in die Knotenpunkte des Wabenwerkes Einlagerungen des Basi- und Oxychromatins, in die Wabenräume den Kernsaft, resp. Oedematin verlegen.[1])

Trotz der scheinbaren Einfachheit des entworfenen Schemas des Kernbaues, kann dasselbe nur für die großen Kerne der meisten Metazoenzellen resp. Protozoen Gültigkeit beanspruchen.

Die sehr zahlreichen Formen der niederen Protozoen und Protophyten, namentlich die Bakterien, Bakteriaceen, Cyanophyceen, Plasmodien, viele Rhizopoden und sogar einige Ciliaten, weisen derartig primitive Kernverhältnisse auf, daß ein tieferes Eindringen, geschweige denn ein wirkliches Verständnis derselben uns vorläufig verschlossen bleibt. In vielen Fällen stehen allerdings die sehr geringen Dimensionen der betreffenden Gebilde der näheren Forschung hemmend entgegen.

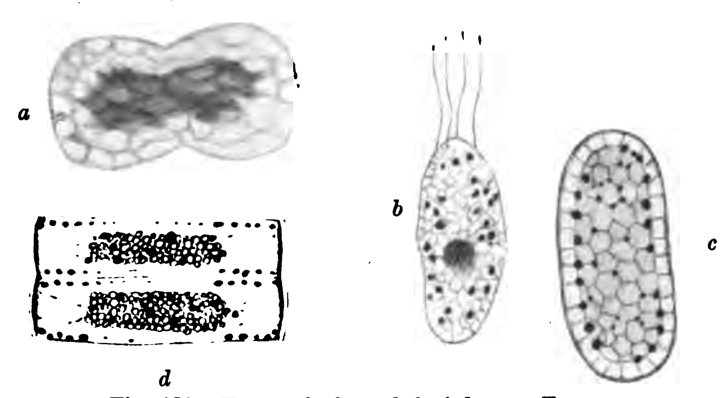


Fig. 131. Kernäquivalente bei niedersten Formen:
a Nostocacee mit dunkelgefärbten Centralkörper.
b Tetramitus (Flagelate) Centralsphäre und diffus verteilte Chromatinkörner, welche sich bei Zellteilungen zusammenhäufen. (Nach Calkins, aus Wilson.)
c Chromatium (Bacterie) (nach Bütschli '91) im Innenkörper zerstreute Chromatingranula.
d Oscillariazellen mit Innenkörper (nach Mac Allum '99).

Die neueren Befunde der Kerne bei Plasmodien, namentlich der Malariaparasiten (Golgi, Celli, Guarneri, Grassi, spätere und genauere von Mannaberg, Romanowsky, Ziemann, Schaudinn) lassen dieselben in manchen Stadien als kompakte kleine Chromatinklumpen erscheinen, deren sichere Identifizierung jedoch durch ihre Auflockerung in den Vorstadien der Teilung und ein mitosenähnliches Bild der letzteren ermöglicht wird (vgl. Kap. VIII).

Schwieriger zu entscheiden sind die Verhältnisse bei Cyanophyceen, Bakterien und einigen Flagelaten.

Es wurde namentlich von Bütschli schon vor längerer Zeit innerhalb vieler Bakterien und Cyanophyceenzellen eine dunklere Innenzone beschrieben, in deren Maschenknoten einzelne Chromatinkörner zerstreut sich vorfinden. Ein ähnliches Verhalten (auch am lebenden Objekte) wurde auch von Schewiakoff geschildert. Es kommt noch bei seinem Objekte, dem Achromatium, hinzu, daß die

[1]) Ueber die chemische Charakteristik der Einzelkomponenten des Kernes vgl. Kap. IV.

einzelnen Chromatingranula selbständig teilungs- und vermehrungsfähig sind.

Die Identifizierung dieser und ähnlicher bei kleinen Bakterien als Kerne beschriebener Gebilde, stößt auf große Schwierigkeiten, da die Ergebnisse der Färbungen keinesfalls als wirkliche chemische Reaktionen auf Chromatin gelten können (dasselbe gilt auch von den Verdauungsversuchen von Schewiakoff). Die Befunde von Gruber an dem eigentümlichen Infusor Trachelomonas und namentlich die Verhältnisse bei Urostyla (Balbiani, Bergh) und beim Flagelat Tetramitus (Calkins) machen es jedoch mehr als wahrscheinlich, daß die

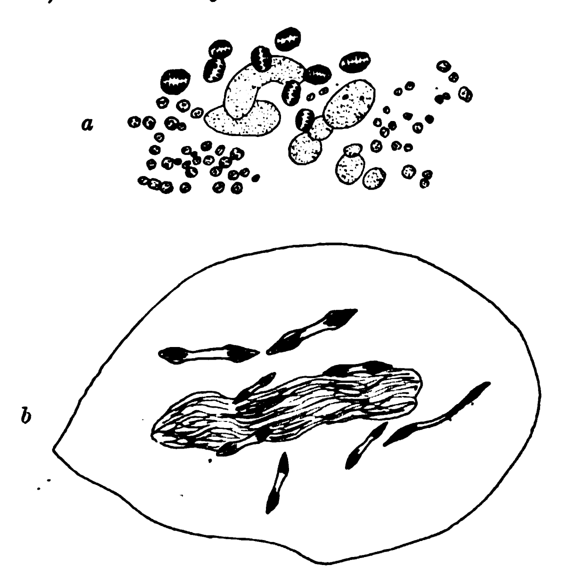


Fig. 132. Kernverhältnisse des Infusorium Urostyla grandis. Der aus zahlreichen im ganzen Zelleib zerstreuten Chromatinbrocken bestehende Makronukeus sammelt sich (*a*) zur Teilung in einen großen, fadig gebauten Körper (*b*); daneben zahlreiche Mikronuklei in mitotischer Teilung. (Nach Bergh '91.)

primitivste Form des Auftretens des Chromatins als zerstreuter Körnchen, wie sie von Bütschli angenommen wurde, tatsächlich existiert (Fig. 131).

Von besonderem Interesse sind in dieser Hinsicht die Befunde und Vorstellungen von R. Hertwig, welche bereits im Kap. IV S. 162 erwähnt wurden und zur Annahme einer besonderen Verteilung des Chromatins in Form der sog. Chromidialkörner oder Chromidialnetze im Cytoplasma (Actinosphaerium, Arcella etc.) führen.

Wenn wir nun von den niedersten Formen der Kernstrukturen absehen und von der einfachen Beschaffenheit der oben geschilderten Kerne mit gleichmäßiger Chromatinverteilung ausgehend, die Mehrzahl der verschiedenartigen Metazoenkerne betrachten, so lassen sich, wie M. Heidenhain mit Recht hervorhebt, die Mehrzahl der sog. Kerngerüste in ganz gradueller Weise aus den einfachen Verhältnissen durch Ineinanderfließen der halbflüssigen Oedematinsubstanz ableiten, welche zu einer unregelmäßigen gröberen und feineren Vakuolisation des Kernes führt, wobei das chromatintragende, die

Grundsubstanz des Kernes bildende Linin wahre Strang- und Faserwerke — ein typisches Kerngerüst — entstehen läßt. Es bleiben dabei, wie M. Heidenhain schon 1892 zeigte, die basichromatischen Granula hauptsächlich in den gröberen, die oxychromatischen vorwiegend in den feineren Teilen des Kerngerüstes verteilt.

Man wäre nun geneigt, bei dieser Auffassung der Struktur der Kerngerüste, denselben eine bestimmte, spezifische Architektur als Ganzes abzusprechen und eine ganz regellose Verteilung der aus Linin und Chromatin bestehenden Stränge durch „passive Prägung" (M. Heidenhain) nach Maßgabe der jeweiligen Verteilung und Volumzunahme der Oedematinkugeln anzunehmen; es läßt sich jedoch durchaus nicht leugnen, daß eine ganz typische Verteilung der Chromatinmassen (ebenso, wie übrigens auch der Nukleolen) innerhalb des Liningerüstes sich in manchen Fällen mit Sicherheit nachweisen läßt. Man wird vielleicht wohl sagen dürfen, daß das Liningerüst (somit der achromatische Teil des negativen Bildes der Zwischenödematinsubstanz) durch passive Prägung bedingt ist; die Verteilung der Chromatinsubstanz innerhalb des Kernes folgt aber entschieden speziellen, unserer Kenntnis noch völlig unbekannten Gesetzlichkeiten, deren Bedeutung mit besonderer Schärfe bei den Vorstadien der Karyokinese zu Tage tritt.



Fig. 133.

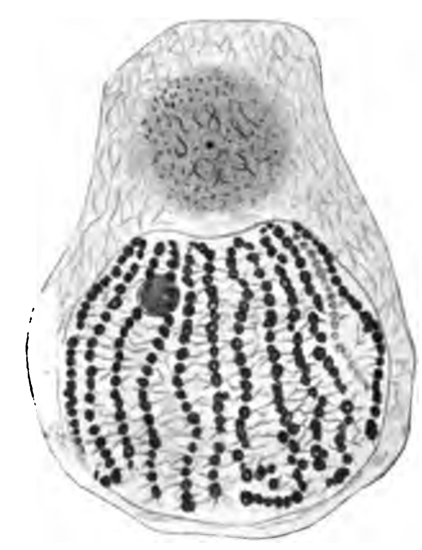


Fig. 134.

Fig. 133. Lebende Knorpelzelle einer Salamanderlarve, deutliche Chromatinstränge; im Cytoplasma Filarmasse. (Nach Flemming '82.)

Fig. 134. Spermatocyt von Proteus. Polare Architektur des Kernes: der primäre Kernfaden Rabl's (aus angereihten Pfitzner'schen Mikrosomen) gegen die Sphäre der Zelle orientiert. In der Sphäre Archoplasmanhäufung mit sog. Archoplasmaschleifen um den Centralkörper. (Nach Hermann '91.)

Es lassen sich in der Tat für viele Metazoenkerne bestimmte, konstante Typen von Chromatinverteilung nachweisen: wenn auch die feineren Details der Chromatinstrukturen an fixierten Objekten nie frei von Artefakten sein dürften und deswegen eine nur beschränkte Verwertung zulassen, so sind an vielen Zellen schon im lebenden Zustande gröbere und feinere Chromatinstränge nachweisbar (Klein, Flemming), welche eine, zuweilen recht typische Anordnung aufweisen. Nach Rabl's Ansicht soll der Kern in allen Phasen des Zellenlebens sogar eine deutliche Polarität in der Anordnung seines Gerüstes aufweisen, wobei der Pol resp. der Gegenpol des Kernes durch die Konvergenz der Gerüstelemente gegen die Sphäre der Zelle bestimmt sein sollte.

Rabl geht übrigens so weit, in den Kernen sämtlicher Zellen eine regelmäßige schleifenförmige Anordnung eines primären, dickeren, chromatischen Fadens an-

zunehmen. Von dem stark geschlängelten primären Faden sollen dann feinere sekundäre und tertiäre Fäden abgehen und durch Anastomosenbildung des ganzen Systems und stärkere Anhäufungen des Chromatins in einzelnen Knotenpunkten das Bild des Chromatinnetzes des ruhenden Kernes entstehen. Das Schema von RABL knüpft an die Umwandlungen des Kerngerüstes bei den Vorstadien der Karyokinese und soll die Präexistenz des chromatischen Knäuels, des sog. Spirems — im ruhenden Kerne dartun, um dadurch der Schwierigkeit der Erklärung einer Neuentstehung desselben zu entgehen; die sichtbaren Strukturen der überwiegenden Mehrzahl der ruhenden Kerne geben jedoch keine tatsächlichen Belege für diese Aufstellung in ihrer allgemeinen Form, obwohl die Chromatinanordnung der nicht zur völligen Ruhe kommenden Zellen, z. B. Spermatocyten des Proteus, ein prächtiges Bild des polaren Verhaltens liefern (HERMANN) (Fig. 134).

Ein Beispiel einer wahrlich hohen Organisationsstufe des Chromatins im Kern ist durch die bekannten bereits von BALBIANI beschriebenen schönen Knäuel in den Drüsenzellen der Chyronomuslarve gegeben. (Nach VAN GEHUCHTEN, auch bei Ptychopteralarve u. a.). Sehr typisch und stets konstant ist die Anhäufung des gesamten



Fig. 135. Kern aus der Speicheldrüse einer Chyronomuslarve: geschlängelter, gestreifter Chromatinfaden in zwei Nukleolen endigend. (Nach BALBIANI '81.)

Chromatins in ein großes kugelförmiges Gebilde bei einigen Protozoen (z. B. Actinosphaerium, R. HERTWIG) und vielleicht auch vielen Eizellen vor der Reifungsperiode, die sog. Keimflecke [1]) der alten Autoren.

Aber auch in den meisten anderen somatischen Zellen ist die Verteilung des Chromatins in Körner, Stränge usw. ziemlich konstant und typisch; es wurde auch vielfach angenommen, daß manche Kerne, wie z. B. die Zapfenkerne der Retina, eine ganz regelmäßige Chromatinschichtung besitzen, was allerdings nach neueren Untersuchungen sehr fraglich erscheint (vgl. STÖHR, SCHAPER u. A.).

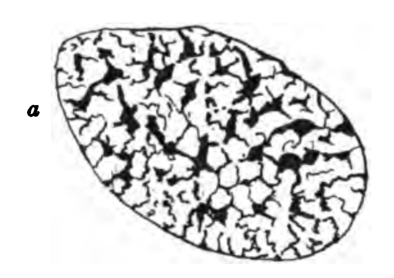
Es läßt sich somit vorderhand eine bestimmte, wohl mit funktionellen oder mechanischen Eigenschaften des Kernes zusammenhängende Architektur desselben, als Ganzes betrachtet, wohl vermuten, nicht aber mit Bestimmtheit nachweisen, geschweige denn in ihrer biologischen Bedeutung erkennen. Ebensowenig können wir vorläufig die eigentümlichen höchst regelmäßigen Veränderungen und Umwandlungen des Kerngerüstes während der Vorstadien der Mitose, wo ja eine gewisse Autonomie des Kernes sicher anzunehmen ist, aus seiner Struktur und Beschaffenheit kausal ableiten, obwohl die rein deskriptive Schilderung der betreffenden Vorgänge in ziemlich erschöpfender Weise möglich ist.

Ein wichtiger, fast nie fehlender Bestandteil des ruhenden Kernes — der Nucleolus (Kernkörperchen) — wurde in seinen chemischen Eigenschaften und funktioneller Bedeutung in den stofflichen Prozessen der Zelle, soweit dieselbe bekannt, im II. Teile geschildert.

Die spezielle Morphologie der echten Nukleolen bedarf in Anbetracht ihrer optischen Homogeneität und regelmäßigen Form kaum einer speziellen Schilderung. Die Betätigung des Nucleolus in der Mitose ist eine vielumstrittene und noch ziemlich dunkle Frage vgl. S. 238 u. ff.

[1]) Ueber die Beziehungen der Keimflecke der Keimbläschen zum Chromatin herrschen noch Meinungsverschiedenheiten, inwiefern dieselben echten Nukleolen (Plasmosomen) oder Chromatinanhäufungen zugerechnet werden sollen (vgl. WILSON u. A.).

Die Umgestaltungen des Kerngerüstes, welche schließlich zur Entstehung einzelner diskreter, typisch geformter Chromatinstücke — sog. Chromosomen — führen, sind, entsprechend der Struktur des Ausgangspunktes, höchst mannigfaltiger und zum Teil komplizierter Natur. Man kann nicht behaupten, daß alle vorkommenden Typen bereits in genügender Weise aufgeklärt wären. Am bekanntesten sind die durch die klassischen Untersuchungen von Flemming, dann von Rabl, Hermann, Meves, Drüner u. A. geschilderten Verhältnisse in den großen Körper- und Samenzellen der Amphibien resp. ihrer Larven — speziell des Salamanders.



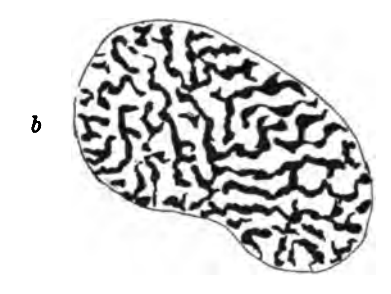
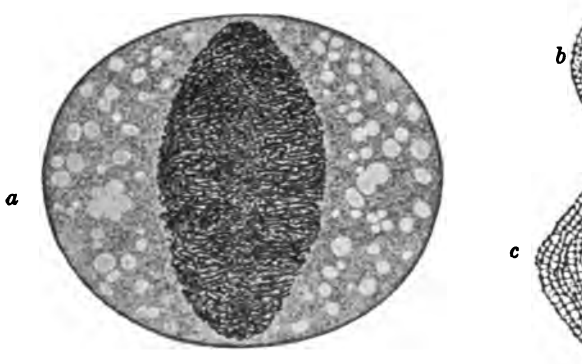


Fig. 136. Chromatisches Kerngerüst im Kern des Peritonealepithels der Salamanderlarve. *a* Ruhender Kern; *b* Vorstadium des Spirems. (Nach Flemming '91.)

Das dichte, ziemlich regelmäßige netzige Gerüst des Kernes, in welchem das achromatische Element zum größten Teile durch die reichlichen Chromatinmassen verdeckt erscheint, weist in den Prophasen der Mitose eigentümliche Wandlungen auf, welche allmählich zur Anhäufung der Chromatinmassen in größeren, breiteren, kompakten Strängen und seinem Schwund in den kleinen Aesten zwischen



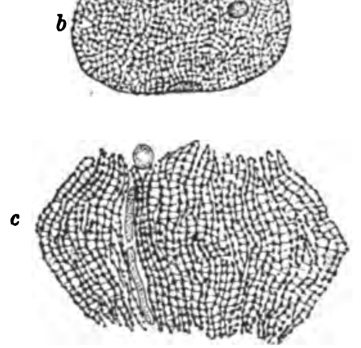


Fig. 137. Umwandlungen des Kerngerüstes bei Protozoen. *a* Spirem mit außerordentlich großer Chromosomenzahl bei einer Radiolarie (nach Borgert '901). *b* und *c* Umwandlungen des Kernes einer Dinoflagelate (nach Lauterborn '95).

denselben führt. Nach Rabl's Auffassung handelt es sich nur um eine Konzentrierung des Chromatins auf dem typisch gestalteten, präformierten primären Kernfaden.

Die Vorgänge der eigentümlichen Umlagerung der Chromatin-

massen lassen sich schrittweise verfolgen, indem die ersten Anlagen des im weiteren Verlaufe glatten Knäuelfadens deutlich zackig erscheinen und ihre Verbindungen mit dem nunmehr chromatinfreien Liningerüst verraten.

Wie zuerst von PFITZNER festgestellt, dann von FLEMMING u. A. bestätigt wurde, läßt sich sowohl an den meisten Amphibienzellen, wie auch an sehr vielen anderen Objekten, die Zusammensetzung des Chromatinfadens aus einzelnen gleichgroßen Körnern nachweisen.

Der nun entstandene dichte Chromatinknäuel verwandelt sich gewöhnlich noch bei intakter Kernmembran in einen losen Knäuel, in welchem nun die zwei kardinalen, von FLEMMING entdeckten Prozesse — die Längsspaltung des Knäuels, das Auftreten des Despirems, und die quere Segmentierung desselben ablaufen. Es ist höchstwahrscheinlich von höchster biologischer Bedeutung, daß die Anzahl der einzelnen Quersegmente — der Chromosomen — bei einer gegebenen Spezies in allen somatischen Zellen, soweit man beurteilen kann, stets konstant und stets eine gerade Zahl ist.

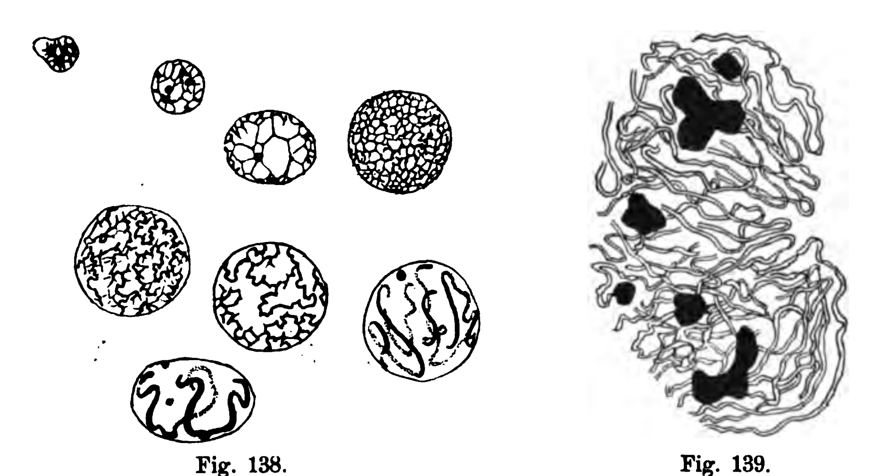


Fig. 138. Fig. 139.

Fig. 138. Umwandlungen des Chromatingerüstes und Entstehung eines Knäuels und 2 Chromosomen aus dem Spermakopf bei Ascaris. (Nach BOVERI '88.)

Fig. 139. Längs- und Querspaltung des Spirems in einer pflanzlichen Zelle (Fritillaria imperialis). (Nach FLEMMING '91.)

Der eben geschilderte, hauptsächlich durch FLEMMING's Untersuchungen bekannt gewordene Typus der Sporenbildung bildet nur einen speziellen Fall der verschiedenen vorkommenden Modi der Prophasen, obwohl er sowohl in tierischen als pflanzlichen Zellen sehr verbreitet ist.

In denjenigen Objekten, auf welche naturgemäß die Aufmerksamkeit der cytologischen Forschung sich vorwiegend konzentrieren muß — die Geschlechtszellen, sowohl tierische als pflanzliche —, sind vielfach sowohl der Ausgangspunkt, die Struktur der „ruhenden“ Kerne, wie auch im Endergebnis, die konstituierte chromatische Figur, in vielen Punkten von dem oben geschilderten, einfacheren Verhalten sehr abweichend.

Es ist zunächst hervorzuheben, daß in sehr vielen Eizellen, bereits in den frühesten Stadien nach der letzten Ovogonienteilung, in der Wachstumsperiode der

Ovocyten, komplizierte Wachstums- und Umlagerungserscheinungen innerhalb des Kernes auftreten, welche eine Ableitung des späteren Spirems aus einem typischen Kerngerüst ganz undenkbar machen; es bleibt im übrigen auch das typische Knäuelstadium selbst aus, indem die einzelnen Chromosomen unter ganz speziellen Gestaltungen von vornherein gesondert und längsgespalten aufzutreten pflegen.

Die diesbezüglichen Erscheinungen sind am längsten bei den großen dotterreichen Eiern der Amphibien und Fische bekannt. Obwohl die genaueren, ausführlicheren Schilderungen von Born und Rückert in neuerer Zeit in heftiger Weise von Carnoy und Lebrun angefochten wurden, scheinen doch dieselben, abgesehen von einigen, von letzteren Autoren hineingebrachten Korrekturen, das Wesentliche der interessanten Umwandlungen des Eikernes in richtiger Weise wiederzugeben.

Nach Born's Schilderung wird das Urei zu einem Ei, indem der Kern desselben eine besondere Struktur annimmt, die in manchen Stadien einer Mitose ähnlich ist; das Chromatinnetz des Kernes wandelt sich in einen Knäuel gewundener Chromatinfäden um; eigentümlich sind nun dabei folgende Vorgänge: 1. die Konzentrierung der färbbaren Substanz in den Fäden des Knäuels ist keine vollständige, indem auch die Grundsubstanz des Kernes diffus ungleichmäßig gefärbt bleibt; 2. es treten in wechselnder Zahl und Größe periphere, der Kernmembran eingelagerte Nukleolen auf, die ein äußerst intensives Tinktionsvermögen besitzen. 3. Das Wichtigste aber an diesen Erscheinungen ist, daß die aufgetretenen chromatischen Strukturen durchaus vorübergehender Natur sind, daß sie sich in diffuse chromatische Wolken („Magma“-Carnoy) im Kerne auflösen und sich schließlich der Beobachtung völlig entziehen. Es folgt nun ein zweites Stadium, das Neuauftreten großer, eigentümlich gestalteter chromatischer Fäden, welche meistens die eigentümliche Gestalt der Lampenbürsten oder Weihwedel („Goupillons“, Carnoy) besitzen und auch ihrerseits vorübergehender Natur sind. Nach ihrem Schwund treten nun nach Carnoy tertiäre, ebenfalls vorübergehende Gebilde auf, welche nach letzterem Autor, im Gegensatz zu Born und Rückert, mit den Kernschleifen der späteren chromatischen Figur nichts gemeinsames haben, indem auch sie dem Untergange geweiht sind. Als einzige Quelle für das wiederholte Neuentstehen der Chromatinfäden, somit auch der definitiven chromatischen Elemente der Richtungsspindel, betrachtet Carnoy die jeweilig vorhandenen Nukleolen, welche somit seiner Ansicht gemäß den unechten Nukleolen oder Karyosomen und nicht den Plasmosomen zugezählt werden müssen. Wir hätten

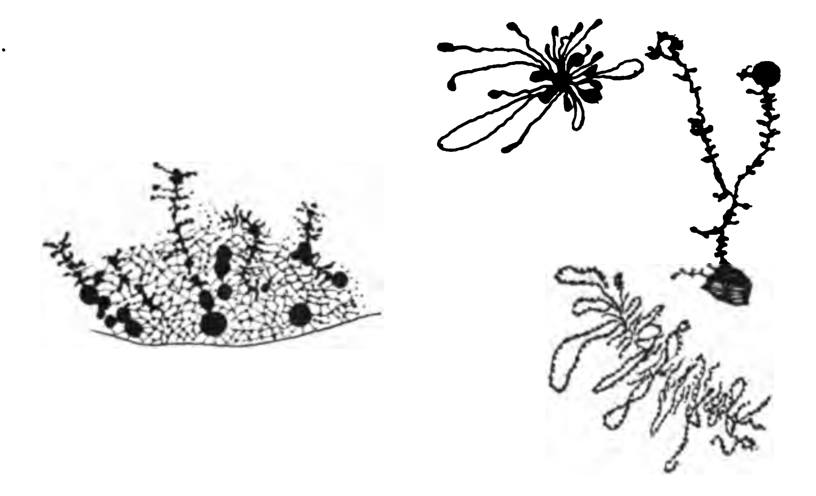


Fig. 140. Chromosomen und chromatische Nukleolen aus dem Keimbläschen des Ovarialeies des Salamanders. (Nach Carnoy und Lebrun '98.)

somit in diesen Fällen eine sicher bewiesene Abstammung der Chromationsschleifen der Spindel nicht aus dem ursprünglichen Chromatingerüst des Kernes, sondern aus den Nukleolen. Da jedoch die Nukleolen nach Carnoy's Schilderung chromatischer Natur sind und selbst zuweilen aus dem Material der aufgelösten chromatischen Fäden entstehen, kann der Feststellung von Carnoy und Lebrun nur insofern eine Bedeutung beigemessen werden, als damit dargetan ist, daß eine individuelle Präexistenz der Residuen der ursprünglichen Chromatinschleifen bis zum Spindelstadium, wenn auch

in einer achromatischen Form, als unsichtbares Liningerüst nicht besteht und folglich die wohlgeformten typischen Chromosomen einer karyokinetischen Figur nicht in allen Fällen aus einer präformierten sichtbaren Struktur oder Architektur des Kernes abgeleitet werden können; es gewinnt dadurch der Vorgang der Chromatinschleifenbildung noch mehr an rätselhaftem und gehört zu denjenigen biologischen Prozessen innerhalb der Zelle, zu deren Erklärung wir nicht einmal mit auch so willkürlichen Spekulationen oder Hypothesen heranzutreten vermögen, sondern uns auf eine rein deskriptive Schilderung derselben beschränken müssen; wir können ja in der Tat ein leitendes, die Gesamtheit und Mannigfaltigkeit der sich abspielenden Vorgänge verbindendes Prinzip, heute nicht mal vermuten.

Eine gewisse Annäherung an diese exquisiten, an meroblastischen Eiern zur Beobachtung gelangenden Abweichungen von dem Schema der Entstehung der Chromatinschleifen fanden sich in den holoblastischen, dotterarmen Eiern zahlreicher Wirbelloser und Wirbeltiere, indem auch hier, das Gros des Chromatins jedenfalls nicht in dem regelmäßigen Kerngerüst, sondern wenigstens in einigen Fällen in dem mächtigen Kernkörper, sog. Keimfleck aufgestapelt erscheint, welcher auch tatsächlich in den Prophasen der ersten Mitose zuweilen spurlos verschwindet, obwohl man wieder in sehr vielen Fällen durch Nebeneinanderbestehen der fertigen Chromosomen und des Nucleolus sich von der Unabhängigkeit beider Gebilde überzeugen kann.

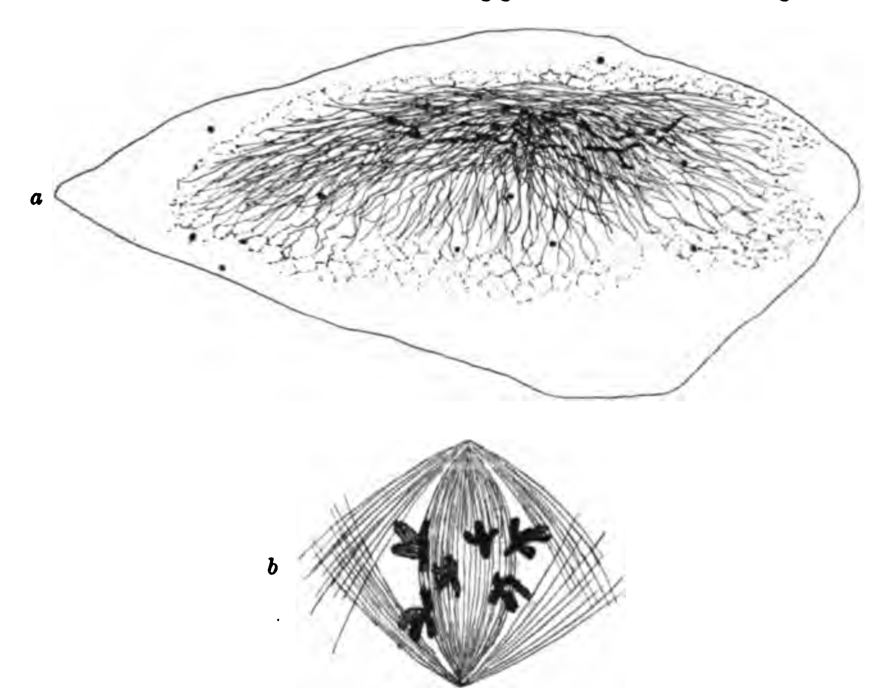


Fig. 141. Endumwandlungen im Keimbläschen des Salamandereies (*a*) und Bildung der definitiven Spindel (*b*). Nach Auflösung der in Fig. 140 abgebildeten Chromosomen und Nukleolen, entstehen aus ihren Resten in der sog. Spindelplatte des Keimbläschens (Plage fusoriale) die definitiven Chromosomen. (Nach Carnoy und Lebrun '98.)

Zum ersten Typus gehören z. B. nach Sobotta's Schilderung der Ei- und Spermakern der Maus, in welchem das Chromatin zunächst zu einem dichten kugeligen „Nucleolus" zusammengeballt erscheint, aus welchem die Chromosomen erst nachträglich hervorwachsen. Ein ähnlicher Fall scheint nach Meunier's und Moll's Schilderung auch in den Kernen der Spyrogyra vorzuliegen, obwohl Zacharias sich den Schlüssen der letztgenannten Autoren nicht anschließt.

Von großer Bedeutung für die ganze Frage der Genese der Chromosomen in dem Gefüge des „ruhenden" Kernes wie auch gleich-

zeitig der Beteiligung des Nucleolus an den mitotischen Vorgängen im allgemeinen, sind die wichtigen Untersuchungen von R. Hertwig am Aktinosphärium: Die verschiedenen Karyokinesen des Aktinosphäriums weisen nach Hertwig nicht unbedeutende Unterschiede auf, indem bei der ersten Richtungsteilung wohl individualisierte Chromosomen und daneben echte isolierte Plastinnukleolen vorkommen, bei der typischen Karyokinese frei lebender Tiere dagegen alles Chromatin mit dem als „Kittmaterial“ aufgefaßten Plastin zu einem dendritisch verästelten Körper, in welchem chromatische Ansammlungen zerstreut liegen, sich verwandelt und sogar während der Aequatorialplatte die Chromosomen nicht scharf individualisiert sind. Da in letzterem Falle individualisierte Plastinnukleolen fehlen, ihr Material als Kitt aufgebraucht ist, erscheint nach Hertwig's Darlegungen „eine gewisse Korrelation zwischen der Ausbildung resp. dem Mangel von Plastinnucleole einerseits und der guten Indivi-

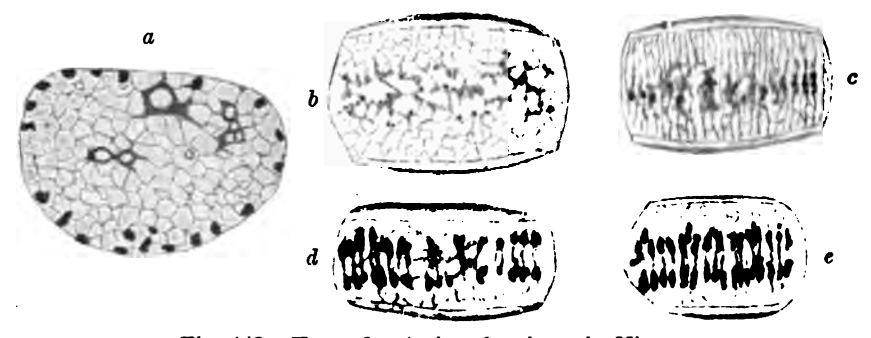


Fig. 142. Kerne des Actinosphaeriums in Mitose.
a Bildung individualisierter Chromosomen ohne Beteiligung der Nukleolen.
b, *c* Plastinnetz mit eingestreuten Chromatinbrocken.
d, *e* Daraus entstehende Aequatorialplatten. (Nach R. Hertwig '98.)

dualisierung resp. der unvollkommenen Entwicklung von Chromosomen andererseits“, was auch durch das seltene Vorkommen echter Nukleolen bei den meisten Protozoen bestätigt wird, bei welchen auch das Chromatin nur selten in distinkte Chromosomen abgeteilt erscheint.

Es kommt somit nach Hertwig's Auffassung in den normalen Chromosomen neben dem Chromatin auch die Nukleolarsubstanz in Betracht, welche bei der Auflösung des Nucleolus in den Prophasen der Mitose von letzterem eine bedeutende Vermehrung erfährt, indem der echte Nucleolus zur Bildung des Chromosomen beisteuert. In konsequenter Weise verwirft nun Hertwig jede scharfe Grenze zwischen Plastin- und Chromatinnukleolen (Carnoy), indem beide fast stets aus einem Gemenge von Chromatin-Plastin in verschiedenen Mengenverhältnissen bestehen sollen.

Eine weitere Eigentümlichkeit der Vorstadien des Aequivalentes des Knäuelstadiums bei Ei- und Samenzellen ist der eigentümliche Zustand der „Synapsis“ (Moore): das gesamte Kerngerüst, in vielen Fällen bereits nach deutlicher Knäuelbildung, wird zu einer formlosen, kompakten Masse zusammengepreßt, und in einem bestimmten Bezirk der Kernhöhle angehäuft (Fig. 144). Aus diesem, ziemlich kurzdauernden Zustande treten nun die fertigen, bereits segmentierten und der Länge nach gespaltenen Chromosomen und zwar, in der Hälfte der ursprünglichen Anzahl hervor. Abgesehen von der großen Wichtigkeit der letzten Erscheinung für das Wesen der Reifungsprozesse, wirft sie ein gewisses Licht auf die Bedeutung des Synapsis-

stadiums; es muß jedenfalls während desselben eine tiefgreifende Umlagerung und vielleicht Umwandlung des Chromatins stattfinden, deren näheres Wesen freilich rätselhafter Natur ist. [1])

Die Umwandlungen der Keimbläschen der Eier, welche den meisten Reifungsteilungen vorausgehen, sind von gleich großer Bedeutung für die Entstehung der

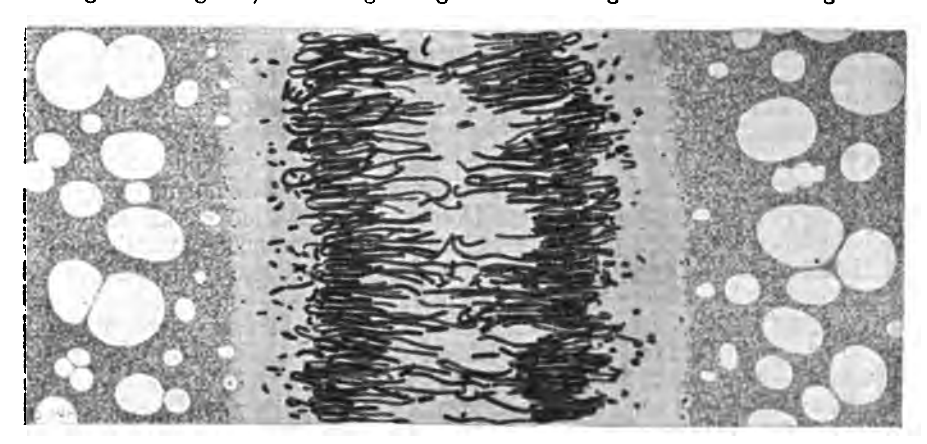


Fig. 143. Kleines Bruchstück einer Aequatorialplatte einer Radiolarie mit zahllosen Chromosomen. (Nach BORGERT '901.)

Chromosomen, als auch für die stofflichen Beziehungen des Kerninhaltes zum Eicytoplasma. Es wurde bereits oben hervorgehoben, daß das größere Keimbläschen der meroblastischen Eier zweifelsohne einen Teil ihres chromatischen Materials dem Cytoplasma, höchstwahrscheinlich zur Bildung der Dotterplättchen abgibt (RÜCKERT, besonders CARNOY und LEBRUN).

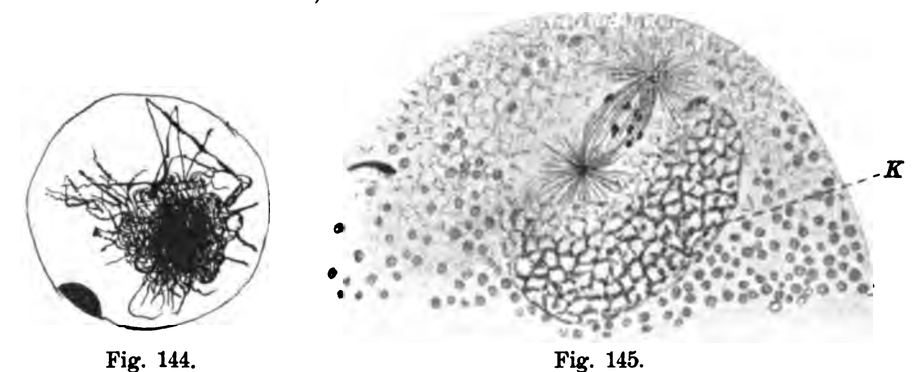


Fig. 144. Fig. 145.

Fig. 144. Synapsisstadium in einer Pollenmutterzelle von Lilium martagon. (Nach GREGOIRE '99.)

Fig. 145. Erste Richtungsspindel eines Eies des Cerebratulus. Der größte Teil des Kerngerüstes (*K*) wird für die mitotische Figur nicht verwertet und degeneriert im Plasma. (Nach KOSTANECKI '903, die untere Hälfte der Originalzeichnung weggelassen.)

Es ist aber hervorzuheben, daß auch die umfangreichen Keimbläschen mehrerer holoblastischen Eier, namentlich der Echinodermen, Würmer u. a., nur zum kleineren

[1]) Die Bedenken, welche von mancher Seite gegen die vitale Präexistenz der an fixierten Präparaten hervortretenden Bilder des Synapsisstadiums erhoben wurden, lassen sich angesichts der Beobachtungen von SARGENT am lebenden Objekte und der Feststellungen von WINIWARTER, GIARDINA, PAULMIER, GREGOIRE u. m. A. nicht mehr aufrecht halten.

Teil zur Entstehung der Chromosomen resp. der Spindel verwertet werden, zum größten Teile dagegen im Cytoplasma spurlos resorbiert werden (Fig. 145) (WILSON, MATHEWS, GRIFFIN, v. KOSTANECKI u. A.).

Wenn wir auf Grund des gewonnenen Tatsachenmaterials uns eine Vorstellung über das Wesen der Chromosenbildung und gleichzeitig der Organisation derselben zu bilden versuchen, so stoßen wir auf Schwierigkeiten und Gegensätze, welche bis jetzt jedem Versuch, auf tatsächlichen Boden verbleibend, weiter zu kommen, ein jähes Ziel setzten.

Es ist in der Tat kein anderer Zellbestandteil oder Zellorgan bekannt, welches, in so hohem Maße, wie das Chromatin, periodisch einer völligen morphologischen Desorganisation [1]) oder Auflösung anheimfallen könnte, um dann in auffallend konstanter, regelmäßiger Konfiguration in der Gestalt der in ihrer Anzahl und Form so typischer Chromosomen aufzutreten.

Die Zahl der Chromosomen ist konstant für sämtliche Körperzellen des Körpers der betreffenden Spezies. Da die Chromosomen, wie die Tatsachen der Befruchtung zeigen, zur Hälfte mütterlichen, zur anderen väterlichen Ursprunges sind, so muß, selbstverständlich, ihre Gesamtzahl stets eine gerade sein. Die Zahlen schwanken in ziemlich weiten Grenzen; am häufigsten scheinen die Zahlen 12, 24, 36 vorzukommen; die niedrigste bekannte Chromosomenzahl — 2 gehört der Ascaris megalocephala var. univalens. Die größte, bis jetzt bekannt gewordene, wird wohl durch die interessanten Kernverhältnisse einer Radiolarie geliefert, wo die Chromosomenzahl mehrere Hundert beträgt und nicht gezählt werden konnte (Fig. 143, BORGERT).

Es kommt noch hinzu, daß die Konfigurationen der meisten Chromosomen durchaus nicht einfache, geometrische Figuren darstellen, welche etwa als rein physikalisch bedingte Gleichgewichtszustände einer flüssigen oder zähflüssigen Masse aufgefaßt werden könnten; die Knäuelungen, Umbiegungen der einzelnen Chromosomen, ihr Verhalten den Zugfasern der Spindel gegenüber usw. lassen wohl mit Sicherheit schließen, daß sie, als Ganzes betrachtet, z ä h e, p l a s t i s c h e Gebilde darstellen.

Insofern man sich dagegen eine Vorstellung über den Aggregatzustand des Hauptbestandteiles der Chromosomen, des Chromatins bilden kann, muß derselbe sich zum mindesten in gewissen Stadien, namentlich auch in den Prophasen, während der Prozesse der Spirembildung, einer Flüssigkeit nahe stellen: es kann nur in dieser Weise sein ganz allmähliches Hinströmen auf die Hauptbahnen des Kerngerüstes, das allmähliche Verstreichen der zackigen Konturen und namentlich das spurlose Zusammenfließen der PFITZNERschen Chromatinstäbchen zu einem völlig glattkonturierten Faden erklärt werden; noch entschiedener in diesem Sinne müssen die Anhäufungen der Chromatinmassen in Form großer Nukleolen aufgefaßt werden; es soll natürlich damit nicht gesagt werden, daß das Chromatin in allen Stadien des Kernlebens von flüssiger Konsistenz sein muß und nicht vielmehr in eine festere plastische Konsistenz überzutreten vermag; irgendwie begründeten Angaben lassen sich darüber jedoch nicht machen.

Es muß dagegen erwogen werden, daß ein m o r p h o l o g i s c h e s e l e m e n t a r e s c h r o m a t i s c h e s G e b i l d e oder eine m o r p h o-

---

[1]) Wie z. B. das Chromatin im Spermakopf.

logische Einheit aus Chromatin bis jetzt nicht mit Sicherheit nachgewiesen wurde, da ja auch die granuläre Auffassung der Chromatinelemente kaum auf alle Zustände des Kernes Anwendung finden kann und elementare Chromatingranula, wenn in manchen Fällen auch mit Sicherheit nachweisbar, unter Umständen in Lösung übergeführt werden und sich dem färberischen Nachweis entziehen.

Wenn man somit auf Grund theoretischer, übrigens kaum zu umgehender Erwägungen in einem Chromosomen einen festen Komplex von einzelnen, ihrerseits zusammengesetzten niederen Einheiten (Iden WEISMANN) erblickt, so kann es sich dabei unmöglich um einen chemisch oder morphologisch einheitlichen Körper, dem Chromatin

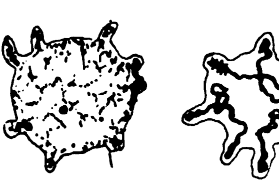


Fig. 146. Kerne der Ascarisblastomeren: der ruhende Kern (*a*) beweist in seiner Konfiguration (8 fingerförmige Fortsätze) die Persistenz der Anlagen der Chromatinschleifen (8 Enden, (*b*)). (Nach BOVERI '88.)

allein handeln, welcher ja von manchen Autoren mit dem chemischen Begriffe eines Nukleoproteids fast identifiziert wird, sondern vielmehr um eine bestimmte Struktur des Trägers der Chromatinmassen, welchen man in etwas schematischer Weise von den achromatischen Strängen des Kerngerüstes, dem sog. Linin ableitet; letzterer Punkt steht in der Tat viel näher einem theoretischen Postulat, als einem tatsächlichen Nachweis, da ja ein achromatisches Gerüst in einem fertigen oder sogar im Werden begriffenen Chromosom kaum nachweisbar ist (vgl. übrigens EISEN S. 242).

Man kann jedenfalls ohne eine entsprechende, wenn auch ganz vage Annahme diskreter Organisationscentren oder Herde für die Bildung der Chromosomen aus den regellosen Chromatinanhäufungen nicht auskommen, wenn man namentlich die ganz allmähliche Entstehung und gewissermaßen Vervollkommnung der ersten unregelmäßigen Anlagen der Chromosomen betrachtet, welche zur Bildung sog. Tetraden oder Vierergruppen führen.[1])

[1]) Mit größtem Nachdruck und mit gewichtigen Gründen wird dieses Postulat namentlich von BOVERI verfochten.

In seiner „Individualitätshypothese" drückt er sich folgendermaßen aus:

„Ich betrachte die sog. chromatischen Segmente als Individuen, ich möchte sagen, elementare Organismen, die in der Zelle ihre selbständige Existenz führen. Die Form derselben, wie wir sie in Mitose finden, als Fäden und Stäbchen, ist ihre typische Gestalt, ihre Ruheform, die je nach den Zellenarten, ja, je nach verschiedenen Generationen derselben Zellenart, wechselt. Im sogenannten ruhenden Kern sind diese Gebilde im Zustande ihrer Tätigkeit.

Bei der Kernrekonstruktion werden sie aktiv, sie senden feine Fortsätze, gleichsam Pseudopodien aus, die sich auf Kosten des Elementes vergrößern und verästeln, bis das ganze Gebilde in dieses Gerüstwerk aufgelöst ist und sich zugleich so mit den in der nämlichen Weise umgewandelten übrigen verfilzt hat, daß wir in dem dadurch entstandenen Kernretikulum die einzelnen konstituierenden Elemente nicht mehr auseinanderhalten können." Abgesehen von vielen, bereits angeführten Beweisen, stützt sich BOVERI u. A. auf die in Fig. 146 reproduzierten Verhältnisse bei Ascaris u. e. A. So schwerwiegend auch die Gründe zu seiner Auffassung sein mögen, so ist jedenfalls nicht außer Acht zu lassen 1. daß sein spezielles Beweismaterial vorwiegend aus Kernen besteht, die infolge des raschen Teilungstempo nicht zur vollen Ruhe

Einen etwas genaueren Einblick in ihre Struktur scheinen übrigens nach EISEN's Schilderung die Chromosomen der Spermatogonien und Spermatocyten bei Batrachoceps zu gewähren.

Die Ausbildung der Chromosomen wird durch einen oder mehrere Chromoplasten (wohl der Pseudonukleolus der Autoren) geleitet, welche die einzelnen konstanten chromatischen Elemente, die Chromiolen, mit Hilfe des Linins in eine konstante Anzahl typischer Bänder (Leaders nach E.'s Nomenklatur) gruppieren. Die Chromosomen werden nun durch Kontraktion der „Leader" aus einzelnen diskreten Chromomeren gebildet, welche ihrerseits eine konstante Anzahl Chromiolen einschließen; letztere werden außerdem in eine Grundsubstanz, das Chromoplasma eingeschlossen. Die Chromoplasten zerfallen nun in eine, den Chromosomen entsprechende Anzahl von Stücken, welche sich mit je einem freien Ende des Chromosoms verbinden.

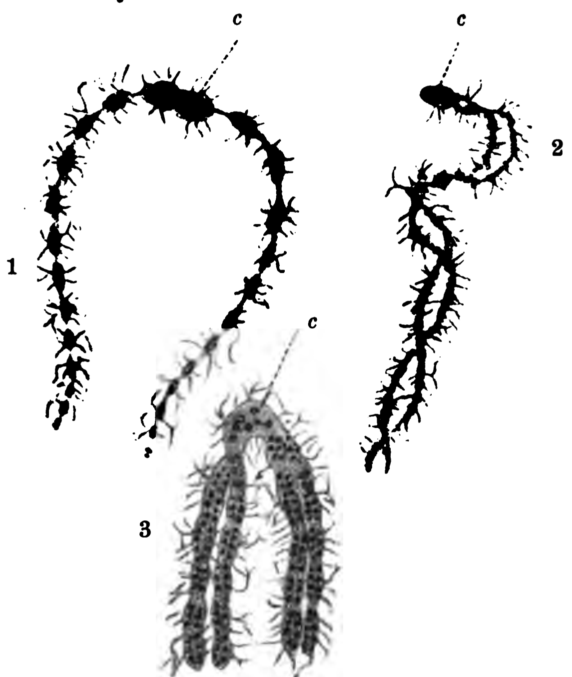


Fig. 147. Einige Stadien der Bildung eines Chromosomas bei einer heterotypischen Teilung in einem Auxocyten des Batrachoceps (schematisch). Dem doppelten Chromoplasten *c* gliedern sich 2 „Leaders" mit angereihten Chromiolen an, welche in ein homogenes Chromoplasma eingebettet sind. In 2 — die Längsspaltung (nur die Hälfte abgebildet). An den Leaders setzen sich die Lininfäden des Kerngerüstes an. (Nach EISEN, 901.)

In der Regel erst nach der vollständigen Ausbildung und Individualisierung der einzelnen Chromosomen innerhalb des Kernes, schwinden allmählich seine äußeren Konturen, die sog. Kernmembran.

Die Vorgänge des Membranschwundes gestalten sich sehr verschieden je nach Beteiligung der cytoplasmatischen Gebilde an der Bildung des Amphiasters; entsteht die junge achromatische Figur aus dem Kerngerüst, was als ständiges Vorkommen bei den meisten

---

kommen und daher nicht als Typus für alle Kerne aufgefaßt werden können; 2. die von CARNOY und LEBRUN am Keimbläschen der Amphibien ermittelten Tatsachen, vielleicht auch die Umwandlungen des Chromatins bei der Entstehung des Spermakopfes und namentlich die Verhältnisse der Protisten manche theoretische Schwierigkeit dieser Verallgemeinerung entgegensetzen.

Protozoen, bei vielen pflanzlichen Zellen usw. erscheint, so kann der Membranschwund völlig ausbleiben (vgl. S. 257). Findet dagegen die Verbindung der Chromosomen mit den extranukleären achromatischen Elementen statt, so muß natürlich Hand in Hand damit die Auflösung der Kernmembran einhergehen, wobei dem Eindringen der plasmatischen Strahlen vielfach eine Rolle beim Membranschwund beigemessen wird. Die Einzelheiten des Vorganges der Auflösung der Membran lassen sich nicht genauer verfolgen, es kann jedoch als feststehend angesehen werden, daß es sich in keinem Falle um eine Infraktion oder Zerreißung eines wirklichen Häutchens, geschweige denn um sichtbare Residuen dieses Vorganges, sondern um ein einfaches spurloses Schwinden oder Auflösen des scharfen Kontures handelt; wie sehr dieser Vorgang zu Gunsten der im Kap. I entwickelten Ansicht über die Beschaffenheit der Kernmembran spricht, bedarf keiner näheren Erörterung.



Fig. 148. Einordnen der Chromosomen in die Aequatorialplatte; von der Centralspindel ziehen Zugfasern zu einzelnen, bereits längsgespaltenen Chromosomen. (Nach Drüner '95.)

Eine sehr merkwürdige und ihrem Wesen nach noch nicht genügend aufgeklärte Erscheinung in den der Membranauflösung dicht vorangehenden Stadien sind die zuweilen lebhaften amöboiden Bewegungen des Kernes und namentlich des Keimbläschens. Dieselben waren schon den älteren Beobachtern (Weismann, Flemming, Hertwig und m. A.) bekannt und werden auch von den neueren Beobachtern der Reifungserscheinungen hervorgehoben.

Von Boveri wurde auch in den Furchungskernen der Ascariseies eigentümliche konstant auftretende fingerförmige Fortsätze des Kernes in den der Auflösung der Kernmembran dicht vorangehenden Stadien geschildert; die Fortsätze werden dabei durch die bereits herausdifferenzierten langen Chromosomen ausgefüllt und vielleicht auch bedingt. Nussbaum glaubt nun eigentümliche, maulbeerförmige Formänderungen der Kerne bei verschiedenen somatischen Zellen in den Prophasen der Mitose als ziemlich verbreitete Erscheinung auffassen zu müssen. [1])

Die Beziehungen der Chromatinschleifen zur extranukleären achromatischen Figur können erst nach dem Schwinden der Kernmembran innige werden; aber schon bei intakter Membran macht sich eine gewisse Orientierung des achromatischen Liningerüstes gegen die Sphäre bemerkbar (Flemming, Rabl, Hermann, Meves u. m. A.). Es kommen auch deutliche Verknüpfungen der achro-

---

[1]) Weismann setzt die lebhaften amöboiden Bewegungen der Keimbläschen in Beziehung zu Ernährungserscheinungen, welche besonders lebhaft unmittelbar vor der Teilung sein dürften. Flemming schließt sich dieser Erklärung an, welche an sich plausibel und im Einklang mit späteren Erfahrungen von Korschelt, v. Bambecke u. A. steht.

matischen Strahlen mit den einzelnen Elementen des Liningerüstes vor (z. B. Spermatocyten des Salamanders — NIESSING).

Nach dem Schwund der Kernmembran treten nun die einzelnen Chromosomen unter die unmittelbare Herrschaft der achromatischen Elemente des Amphiasters, speziell der sog. Mantel- oder Zugfasern. Man wird wohl kaum eine anscheinend befriedigendere Erklärung für das allmähliche Einordnen des wirren Durcheinanders der einzelnen, zuweilen recht zahlreichen Chromosomen in eine regelmäßige „Aequatorialplatte" finden können, als die von BOVERI im Jahre 1887 gegebene: „Die Bewegung der Elemente (sc. der Chromosomen) ist einzig und allein die Folge der Kontraktion der daran festgehafteten Fibrillen und die schließliche Anordnung derselben zur „Aequatorialplatte" das Resultat der vermittels dieser Fädchen ausgeübten gleichartigen Wirkung der beiden Archoplasmakugeln." So sehr auch die Annahme eines Kontraktionszuges seitens der Zugfasern in den Metaphasen und Anaphasen auf Schwierigkeiten stößt, für die Bildung der Aequatorialplatte scheint nach den vorliegenden Tatsachen keine andere Erklärungsmöglichkeit als die ordnende Wirkung der Zugfasern zu bestehen, speziell in den Fällen, wo die Spindel extranukleär ist und ihre Lage in Bezug auf die chromatischen Elemente aus ihrer ursprünglichen bilateralen in eine radiärsymmetrische umgewandelt werden muß.

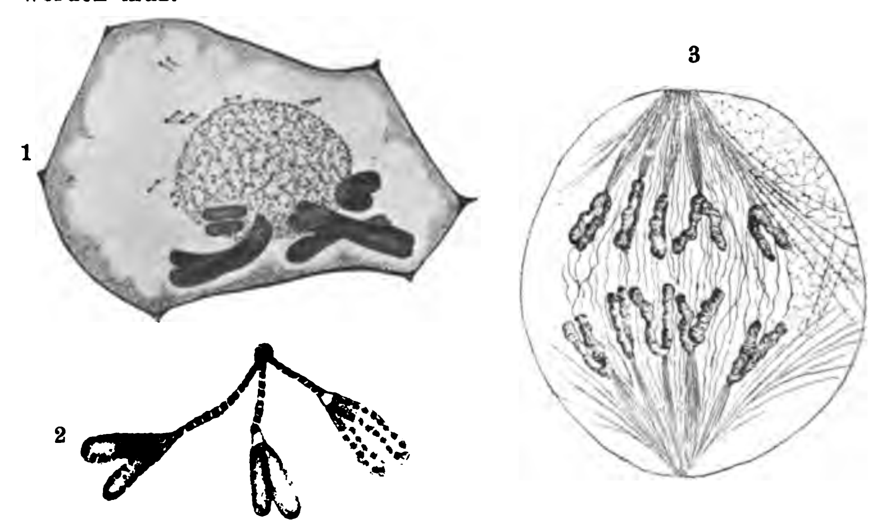
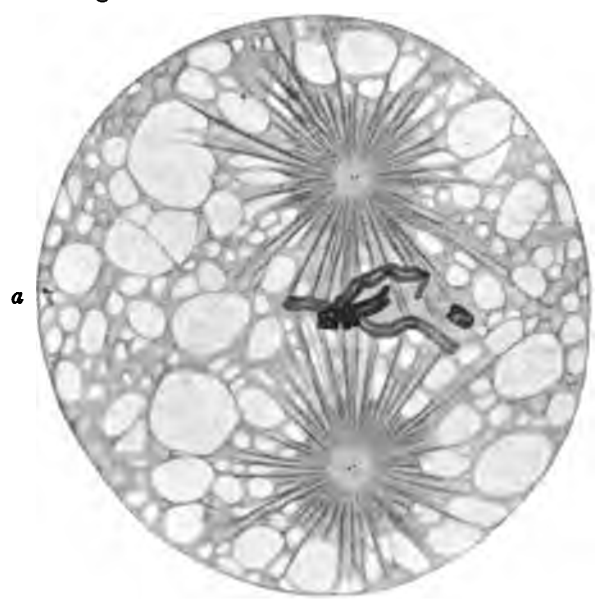


Fig. 149. Verschiedene Typen von Zugfasern. 1. Querschnitt der Centralspindel und Zugfasern, des Spermatocyten des Salamanders (nach DRÜNER (95).
2. Zugfasern im Spermatocyt des Batrachoceps (nach EISEN '901).
3. Zugfasern aus Bündeln feiner Fibrillen bestehend in der ersten Reifungsfigur der Pollenmutterzelle des Lilium (nach MOTHIER '97).

Die komplizierten Vorgänge des Einordnens der Chromosomen in die Aequatorialplatte tragen das Gepräge eines ungemein variablen und den jeweiligen Lagebeziehungen genau und individuell angepaßten Spieles der einzelnen Zugfasern. Es wäre vielleicht ein Vergleich mit dem Ergreifen mehrerer Nahrungskörper durch einzelne Tentakel oder Filipodien nicht unangebracht. Im höchsten

Grade eigentümlich ist die völlige Unabhängigkeit jeder zu einem Chromosom ziehenden Fibrillengruppe von der benachbarten. Ein unregelmäßiges Tempo des Einstellens der einzelnen Chromatinschleifen in die Aequatorialebene gehört eher zur Regel als zur Ausnahme; es sind fast stets einzelne Nachzügler zu verzeichnen, an welchen mit besonderer Deutlichkeit die engen Beziehungen der Zugfasern zum Chromosom zu Tage treten.



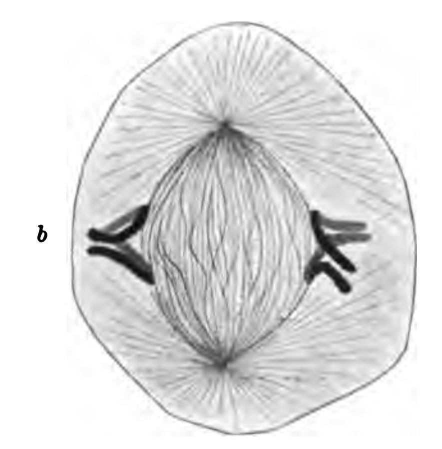


Fig. 150. Zwei Haupttypen der Metastasen.

a Ascarisei: längsgespaltene Chromosomen unregelmäßig in der ganzen Aequatorialebene zerstreut (nach BOVERI '901).

b Die, bereits auseinanderweichenden Tochterchromosomen liegen in einem regelmäßigen Kranz um die frei bleibende Centralspindel (Spermatocyt des Salamanders) (nur 2. Chromosomenpaare eingezeichnet) (nach MEVES '97).

Inwiefern das Liningerüst an der Bildung der Zugfasern, resp. ihrer Befestigung an den Chromosomen mitbeteiligt ist, ist im speziellen kaum zu entscheiden, von den meisten Autoren wird jedoch eine derartige Beteiligung zugegeben; der Vorgang selbst des Herantretens der Zugfasern an die Chromosomen resp. die Ausläufer des Liningerüstes ist noch wenig erforscht, der Zusammenhang beider Gebilde im fertigen Zustande dagegen ziemlich genau bekannt.

Wie schon durch FLEMMING, RABL und HERMANN für die großen Chromosomen der Salamanderzellen festgestellt wurde, setzen sich an

jedes V-förmige Chromosom etwa 20—30 Zugfasern an, welche sich ziemlich gleichmäßig über die ganze Länge des Chromatinfadens verteilen. Es kommen jedoch unter den Zugfasern der Salamanderzellen nach FLEMMING's Feststellungen zwei dicke, parallel verlaufende Fasern vor, welche sich an dem Winkel des Chromosoms ansetzen und wohl die Hauptarbeit verrichten. DRÜNER und BRAUS haben eine genauere Schilderung dieser Fasern geliefert und ihnen mit Recht eine Sonderstellung eingeräumt. Die neue, sehr ausführliche Schilderung von EISEN gibt

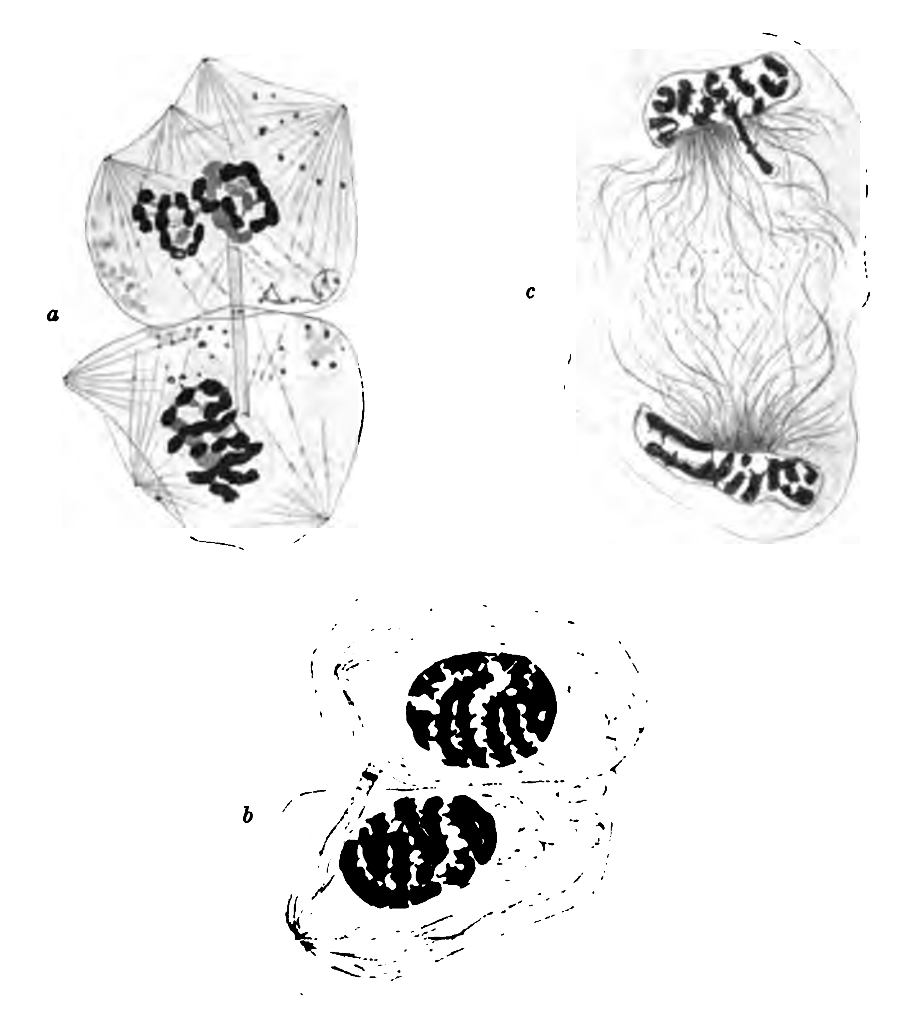


Fig. 151. Rekonstruktion der Tochterkerne (Telophasen).
a Spermatocyt von Batrachoceps (nach EISEN '99).
b Spermatocyt des Salamanders.
c Rekonstruktion der ringförmigen Tochterkerne (Salamander, Spermatocyt).
(*b* u. *c* nach MEVES '97.)

für die Samenzellen von Batrachoceps ein ganz abweichendes Bild für diese Zugfasern. Sie sind deutlich quergestreift, wobei die ein-

zelnen Glieder der Kette in einer fibrillären Scheide eingeschlossen zu sein scheinen (Fig. 149).

Die ordnende Tätigkeit der Zugfasern führt nun zu der regelmäßigen radiärsymmetrischen Figur der Aequatorialplatte (Mutterstern). Die spezielle Ausgestaltung derselben ist je nach der Zellart großen Varianten unterworfen. Neben dem klassischen Bilde eines von Chromosomen freien Centralfeldes, einer echten Centralspindel, in den Samenzellen des Salamanders (Fig. 150, 152) und m. a. Objekte, finden wir eine unregelmäßige, die ganze Aequatorialebene ausfüllende Anordnung der Chromosomen bei vielen anderen Zellarten (z. B. Ascariseier (Boveri) Blastomeren von Triton — Braus u. A.) oder sogar eine rein centrale Lage der chromatischen Elemente, wodurch die durchgehenden Spindelfasern auf die Peripherie des Amphiasters angewiesen werden (z. B. Ophryotrocha — nach Korschelt). Ebenso verschieden ist auch die Konfiguration der chromatischen Elemente selbst. Abgesehen von der großen Variabilität des Längendickenverhältnisses der Chromosomen, ist es die Verbindungsweise der durch Spaltung des Mutterchromosoms entstandenen Tochterindividuen, welche vor allem in Betracht kommt.



Fig. 152. Auxocyt (Spermatocyt) von Batrachoceps. Heterotyper Teilungsmodus (nur einige Chromosomen eingezeichnet. Eine Zugfaser (rechts unten) durch das Messer herausgerissen. (Nach Eisen '901.)

Soweit es sich an den gewöhnlichen Mitosen der somatischen Zellen, resp. der Furchungskerne beurteilen läßt, wird das Mutterchromosom seiner ganzen Länge nach gespalten, wobei die freien Enden der Spalthälften annähernd in der Aequatorialebene des Amphiasters verbleiben und erst durch einsetzende Zugwirkung der Mantelfasern zu divergieren beginnen (Fig. 150). Abweichende zum Teil sehr komplizierte Formen sind dagegen für die meisten Reifungsteilungen der Ei- und Samenzellen die Regel. Die einfachste Form derselben ist der, von Flemming bei den Spermatocyten des Salamanders entdeckte „heterotypische“ Teilungsmodus; indem bereits bei der Segmentierung des Spirems, die durch Längsspaltung des Mutterchromosoms entstehenden Tochterindividuen mit ihren Enden verbunden bleiben, entstehen eigentümliche ring- oder pessarförmige Doppelgebilde, welche sich mit ihrer Längsachse der Spindel anlegen und eine in der Querebene der Amphiasters liegende Muttersternfigur überhaupt vermissen lassen; nachdem der Ring in der Mitte durchreißt und die Teilhälften den Polen der Spindel zuwandern, erfolgt bereits in der Anaphase eine Längsspaltung der Tochterchromosomen.

Der heterotype Teilungsmodus bietet seinerseits vielfache Anknüpfungspunkte zum Verständnis der sog. Tetradenbildung, welche sehr vielen Samen- und Eizellen eigen sind und im wesentlichen ebenfalls auf eigentümlichen Verbindungen der Produkte der Längs- und Querspaltung des Spiremfadens beruhen (Fig 153) (vgl. besonders Haecker, Rückert, v. Rath, Paulmier u. A.). [1]

[1] Die nähere Schilderung der Morphologie der Tetradenbildung und die, sich diesem anschließenden theoretischen Fragen vgl. besonders Haecker (Theorie und Praxis der Befruchtungslehre) und Wilson, (The Cell etc.).

Die Wanderung der Tochterchromosomen gegen die Spindelpole, gehört vorderhand zu denjenigen mitotischen Vorgängen, an welche eine irgendwie befriedigende Vorstellung nicht geknüpft werden kann. Daß eine Verkürzung der Zugfasern in der Anaphase tatsächlich stattfindet, kann nicht bestritten werden; aber eben das Uebermaß derselben stellt sich einem Vergleich der ersteren mit einer kontraktorischen Tätigkeit echter Myofibrillen entschieden in den Weg, wie das namentlich in sehr treffender Weise von WILSON und R. HERTWIG hervorgehoben wurde. Die Tochterchromosomen treten vielfach an die Pole der Spindel dicht heran, wobei das Centrosoma von dem

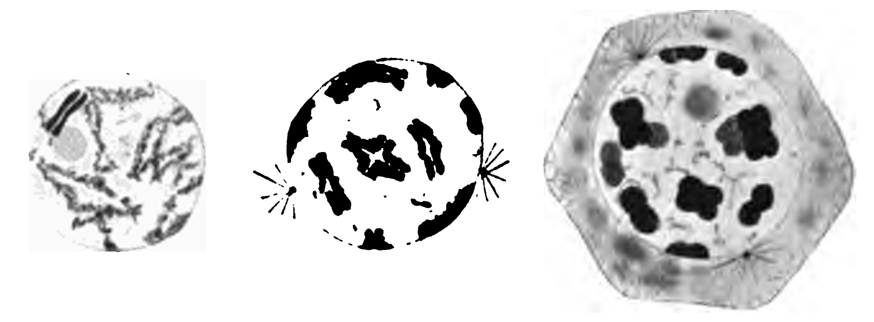


Fig. 153. Tetradenbildung in den Spermatocyten von Anasa tristis. (Nach PAULMIER '99.)

heranrückenden Kern eingedrückt wird (Fig. 154). Es ist nun, selbstverständlich, direkt undenkbar, eine eventuelle Kontraktion der Zugfasern sich so weitgehend zu denken. Es fehlen auch die Residuen der ad Maximum kontrahierten Spindelfasern, welche ja infolge der notwendig werdenden Verdickung des Querdurchmessers derselben, besonders scharf hervortreten müßte. Auch die so stark ausgebildeten

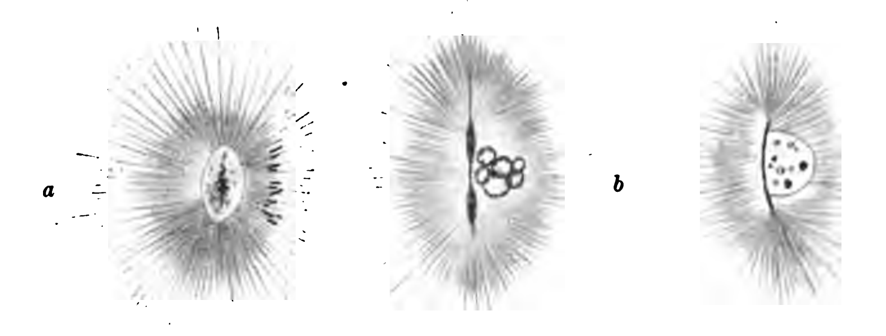


Fig. 154. Drei Stadien der Anaphasen und Rekonstruktion der Tochterkerne im Seeigelei. (Nach BOVERI '901.)

segmentierten Zugfasern der Spindel bei Salamander und Batrachoceps nehmen an Länge ab und schwinden vollständig, ohne daß irgendwelche Formänderungen derselben eine wirkliche Kontraktion annehmen ließen.

Es scheint somit die Verkürzung der Zugfasern mit tatsächlichem Schwund derselben identisch zu sein; eine Traktion der Tochterchromosomen gegen die Pole zu erscheint somit als eine ganz verfehlte, wenn auch durch die Bilder der Anaphasen (Fig. 155) sich von selbst aufdrängende Vorstellung.

Fig. 155.



Fig. 156 a.

Fig. 156 b.

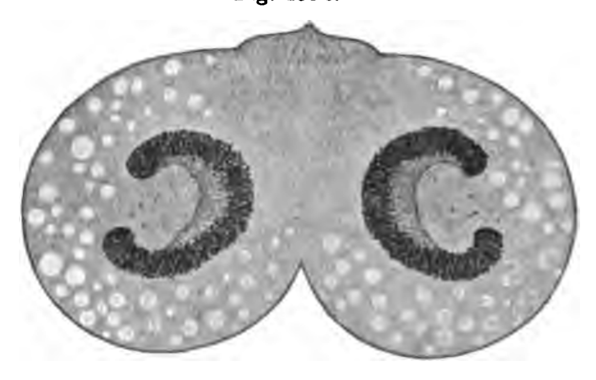


Fig. 155. Anaphase des Spermatocyten des Salamanders. Die Polstrahlungen zeigen deutliche konzentrische Mikrosomenstrata. (Nach Drüner '95.)

Fig. 156. Zwei Stadien der Anaphase bei der Kernteilung einer Radiolarie. (Nach Borgert '901.)

Es ist außerdem stets zu berücksichtigen, daß Zugfasern und denselben vergleichbare Gebilde nur Spezialfälle einer unendlichen Mannigfaltigkeit von Kernteilungstypen darstellen und namentlich die Anaphasen in der Mehrzahl der Protozoen jede Analogie mit „Zugfasern" undenkbar machen (vgl. z. B. Fig. 156).

Wir müssen dagegen umsomehr einer anderen, von mancher Seite betonten Möglichkeit Rechnung tragen; wie bereits von Bütschli u. A. hervorgehoben wurde, sind Strömungserscheinungen im Protoplasma höchstwahrscheinlich in hohem Maße an den mitotischen Vorgängen beteiligt, es ist daher durchaus nicht unerlaubt, in den „Zugfasern" den optischen Ausdruck besonders beschaffener Plasmaströme zu erblicken, welchen entlang die Chromosomen den Polen zuströmen, möglicherweise durch chemotaktische Reize gegen die letzteren hingeleitet (Strasburger). Daß geringe Plasmaströmungen in Anbetracht der minimalen absoluten Dimensionen und Maße der Chromosomen die Fortbewegung der letzteren bewerkstelligen könnten, wurde

u. a. auch von A. FISCHER hervorgehoben. Eine Entscheidung dieser Möglichkeiten, resp. experimentelle Untersuchungen der in Betracht kommenden Fragen gehören jedoch der Zukunft.

Die Umwandlungen, welchen die an die Pole der Spindel angelangten Tochtersterne nunmehr unterliegen, um in das sog. Ruhestadium zurückzukehren, bieten das genaue Gegenbild der Prophasen der Mitose, indem die einzelnen Chromosomen ihre glatten Konturen einbüßen, ein achromatisches Kerngerüst auftritt, auf welchem sich nunmehr das Chromatin der Tochterkernschleifen allmählich in typischer Weise verteilt (Fig. 151). Gleichzeitig mit diesen Vorgängen gewahrt man auch

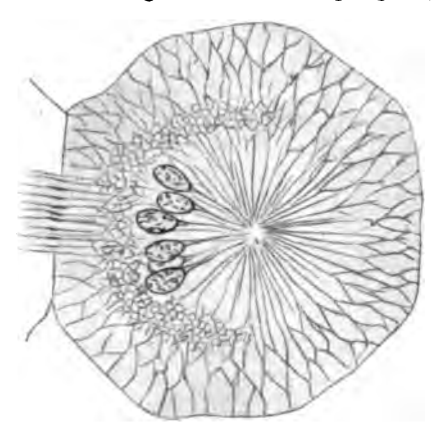


Fig. 157. Forellenblastomere. Rekonstruktion eines Tochterkernes aus „Karyocyklen".

die besondere Beschaffenheit der zwischen den Chromosomen gelegenen „Kernsafträume". Die nun auftretende Kernmembran schließt somit einen dem Mutterkerne in der Regel völlig gleichen Tochterkern ein. Der Vorgang des Auftretens der Kernmembran dürfte von besonderem Interesse für die Auffassung der physikalischen Beschaffenheit der Chromosomen sein, da man sich vielfach überzeugen kann, wie die Konturen des ersteren durch die zufällige Lagerung der einzelnen Chromosomen beeinflußt werden. Bilder, wie z. B. Fig. 151c, sind nur unter Annahme einer ziemlich bedeutenden Resistenzfestigkeit der Chromosomen denkbar.

Sehr interessant ist, nach HENNEGUY's und HIS' Schilderung, die Rekonstruktion des Tochterkerns in den Blastomeren der Forelle (vgl. übrigens auch Fig. 151). Jedes Chromosom verwandelt sich durch einen eigentümlichen Quellungsvorgang oder Vakuolisierung in ein „Karyocykl" (HIS), welche mit den Zugfasern der Spindel der nächsten Generation verbunden bleiben. In der Gegend des späteren Tochterkerns entsteht ein heller, durch verdichtetes Plasma umgrenzter Hof, der Karyoblast, in welchen nur die Karyocyklen hineinbefördert werden (HIS).

B. Achromatische Figur.

Die achromatische Figur der Mitose, in ihrer Totalität betrachtet, bietet noch viel mehr Variationen, als ihre zusammensetzenden Bestandteile, welche in den folgenden Abschnitten geschildert werden.

Abgesehen von einigen Haupttypen, die man aus der Gesamtheit des vorliegenden Formreichtums herausschälen kann, kommen unzählige Varianten nicht nur bei nahe stehenden Species, sondern sogar innerhalb desselben Organismus vor, und, was unser Interesse ganz besonders zu fesseln vermag, in den gleichen Zellen unter wechselnden äußeren Bedingungen. Jeder Versuch, eine Theorie der Mitose zu konstruieren, hätte selbstverständlich die ganze vorliegende Mannigfaltigkeit zu berücksichtigen. An dem Nichteinhalten dieses Postulates scheiterten jedoch bis jetzt die Allermeisten.

Wenn wir eine Reihe von karyokinetischen Figuren auf der Höhe ihrer Entwicklung betrachten, wo das weitere Fortschreiten des Prozesses gewissermaßen auf der Hand liegt, so ergeben sich folgende Haupttypen:

1. Zweipolige und mehrpolige Figuren; letztere führen jedoch, abgesehen von sog. Riesenzellen und Syncytien, zu keinem normalen Zellteilungsvorgang.

2. Die Pole der Spindel a) in einem Punkt zusammentreffend, b) in einer größeren speziellen Substanzanhäufung endigend, c) virtuell konvergierend (der virtuelle Punkt außerhalb der Zelle liegend), d) nicht konvergierend, parallel oder schwach divergierend.

3. Vorhandensein von Polstrahlungen oder völliges Fehlen derselben.

Die nun folgenden Metaphasen und Telophasen sind in ihren Typen viel weniger variabel, als die dem Amphiaster vorausgegangenen Prophasen. Man kann wohl sagen, daß hier auf atypischem Wege durch entsprechende Adaptionen ein typisches Resultat erzielt wird.

Wenn wir eine klassifikatorische Einteilung der achromatischen Figur nach ihrer Entstehung versuchen, so dürfte es wohl am zweckmäßigsten sein, die zwei Hauptelemente, aus denen die mitotische Figur gebildet wird — Kern und Protoplasma — zur Grundlage zu wählen. Als zwei extreme Typen stünden demnach: achromatische Figuren, welche in ihrer Totalität, oder wenigstens zum allergrößten Teile extranukleär entstehen, und solche, die ausschließlich intranukleär sind. Der erstere Typus erstreckt sich über mehrere Metazoenzellenformen, namentlich Ei- und Samenzellen; letzterer kommt neben manchen Metazoenzellen vielen Protozoenarten (namentlich Infusorien) und mehreren pflanzlichen Zellarten (niederen Pflanzen) zu. Es läßt sich allerdings im allgemeinen sagen, daß der nukleäre Typus in einer viel reineren Ausbildung als der rein protoplasmatische vorkommt.

Die häufigste Form der mitotischen Figur ist gemischten Ursprunges; sie ist zwar normalerweise bestimmten Zellenarten eigen, tritt aber sporadisch auch in Zellarten auf, die sich für gewöhnlich nach den oben angeführten extremen Typen teilen.

Der wichtigste oder wenigstens konstanteste Bestandteil der ausgebildeten achromatischen Figur ist die sog. Centralspindel. Wenn man ein allgemeines, für alle Typen derselben maßgebendes Schema oder Definition geben will, so muß freilich der Ausdruck „Spindel" in Wegfall kommen, da es weniger auf eine derartige Konfiguration des Gebildes, als auf die Tatsache ankommt, daß in der voll ausgebildeten mitotischen Figur wohl nie Elemente vermißt werden, welche in der größten Achse der Figur, senkrecht zur zukünftigen Teilungsebene verlaufend, ununterbrochen durch die ganze Länge der

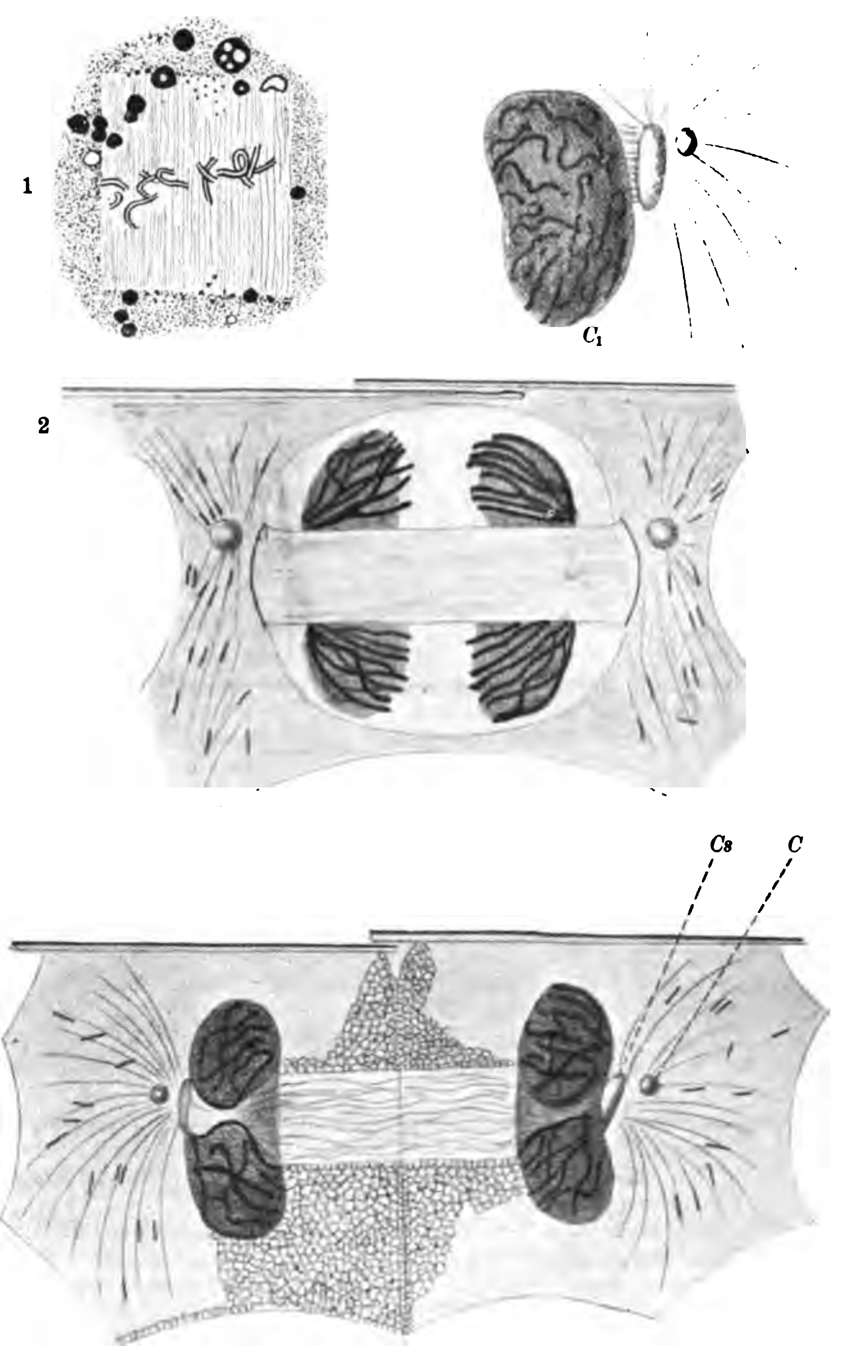


Fig. 158. Beispiele parallelfaseriger (zylindrischer) „Spindeln".
1. Mitose im Keimkern von Cycas revoluta (nach IKENO '98).
2. Ausgebildete Spindel (Anaphase und Telophase) von Surirella calcarata (Diatomee). In C_1 Rest der Centralspindel und daneben das Centrosoma (nach R. LAUTERBORN '96). *Cs* Pol der Centralspindel. *C* Centrosoma.

ersten durchziehen. Die Grundlage, so z. S. das Substrat auf welchem sich die mitotischen Erscheinungen abspielen, ist somit stets parallelfaserig resp. konvergierend gebaut und sticht durch Fehlen jeder anderweitigen Einschlüsse und gerinnbarer Substanzen von dem übrigen Zelleibe ab.

Die Centralspindel kann rein nukleärer, rein cytoplasmatischer oder gemischter Herkunft sein. Alle Extreme zwischen exquisiter Spindelform und streng parallelem Verlauf der Fasern, welcher zu einem regelmäßigen Zylinder führt, kommen zur Beobachtung. Sehr häufig ist die Spindel mit abgestutzten, oder unregelmäßig aufgefaserten Enden (Tonnenform).

Die Centralspindel wurde wohl zuerst von v. Beneden am Ascarisei entdeckt (von Boveri wurde ihr Vorkommen bestritten) des genaueren an Spermatocyten von Salamander von Hermann untersucht. Beide Objekte liefern, wie mehrere andere, den Typus einer exquisiten cytoplasmatischen Spindel, welche deutlich individualisierte im Cytoplasma gelegene Polkörper zur Voraussetzung hat.



Fig. 159. Anlage der Centralspindel in einem Spermatocyt des Salamanders. Die Spindel von einer Anhäufung von Archoplasma umgeben. (Nach Hermann '91.)

Die Spindel ist in ihren allerfrühsten Stadien als eine kleine aber scharf gezeichnete Aufhellung zwischen den auseinanderweichenden Polkörpern wahrnehmbar. Die faserige Struktur ist im Beginn kaum wahrnehmbar, wird jedoch bei fortschreitendem Wachstum der Spindel und Auseinandertreten der Pole immer deutlicher.

Das Wachstum der Spindel ist ein viel umstrittenes und noch dunkles Problem. In den Fällen, wo beide Enden derselben in den Centralkörpern zusammenlaufen, wäre eine Längenzunahme durch Apposition nur durch Vermittlung der letzteren möglich. Findet dagegen das Wachstum nicht an den Polenden statt, so sind nur noch zwei Möglichkeiten denkbar: entweder wachsen die Spindelfasern durch Intussuszeption aus den vom umgebenden Cytoplasma zugeführten Stoffen, oder, wie von einigen Autoren angenommen wird, die auseinanderweichenden Centralkörper verwenden für die Spindel immer längere, neue Mitomelemente, indem sie dieselben stets nach Bedarf orientieren.

Die erste Auffassung hat vieles für sich und kann für einige Fälle wohl als bewiesen gelten; in allgemeiner Form wurde die Entstehung der Centralspindel aus der Substanz des Centrosomas von Heidenhain ausgesprochen, freilich in anderem Sinne, wie die hier vertretene (vgl. besonders Mac Farland, Lillie, Boveri). Indem Heidenhain „Mikrocentren“ der Leukocyten als aus zwei Körnchen (Centralkörpern) bestehend beschreibt, zwischen welchen eine feine verbindende Brücke, die Centrodesmose besteht, erblickt er in der letzteren die Anlage der Centralspindel und formuliert somit den Sachverhalt mit dem Satze: „Die Spindel bildet mit den Centralkörpern der Genese noch ein Ganzes.“

In dieser Fassung erscheint die Aufstellung allerdings unhaltbar, wie schon von vielen Seiten (Drüner, Meves u. A.) hervorgehoben wurde; es ist zunächst zu erwägen, daß die Centrodesmose ein durchaus inkonstantes Vorkomnis ist und namentlich in denjenigen Zellenarten zu fehlen scheint, welche sich durch eine besonders mächtige Centralspindel auszeichnen. In den speziellen Objekten von Heidenhain scheint dagegen die Anwesenheit einer rein cytoplasmatischen Spindel sehr problematisch. Es ist aber andererseits sehr bemerkenswert, daß in allen Fällen, wo es zur Bildung einer distinkten Centralspindel kommt, die zukünftigen Polkörper derselben von einer deutlich abgegrenzten Plasmamasse umgeben werden, welche, sei es unter der Bezeichnung Sphäre, oder Archoplasma oder Centrosoma, jedenfalls an dem Wachstum der Spindel höchst wahrscheinlich irgendwie beteiligt ist, da sie ganz allmählich und kontinuierlich schwindet. Entspricht somit das Heidenhain'sche Mikrocentrum (Centralkörper von Flemming, Heidenhain, Meves u. A., Diplosoma von Zimmermann u. A.) dem Centriol von Boveri, wie es ja die Autoren anzunehmen scheinen (vgl. Kap. IX B), so findet die Vorstellung von Heidenhain insofern keine Stütze in den vorliegenden Tatsachen, als die Spindelbildung an-

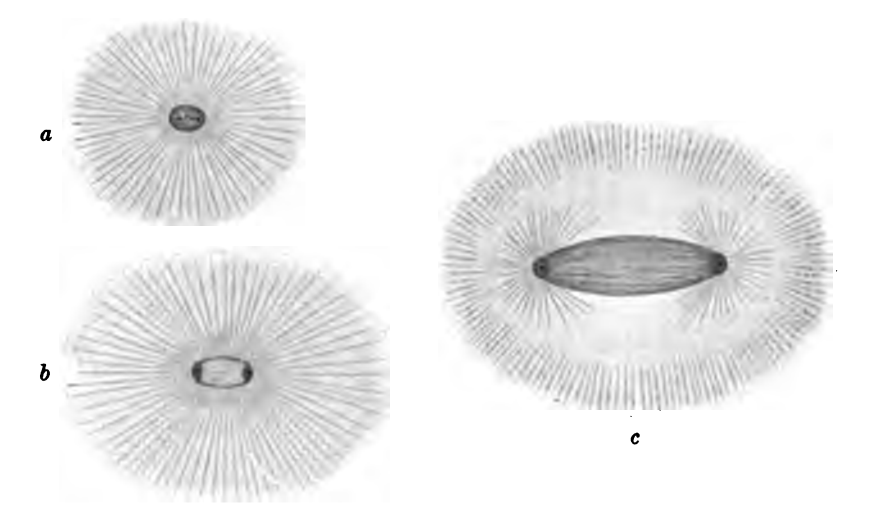


Fig. 160. Drei Stadien der Entstehung der Centralspindel bei Dialula. (Nach M. Farland u. Boveri '901.)

scheinend ohne Substanzverbrauch seitens der Centriolen vor sich geht (Lillie, Mac Farland, Boveri) wohl aber auf Kosten des umgebenden Centrosomas.

Am durchsichtigsten gestaltet sich der Vorgang der Spindelbildung in den Richtungsspindeln des Unio (Lillie) und Dialula (Mac Farland, Boveri): beim Auseinanderweichen der Centriolen (Centralkörper d. Autoren) zuweilen unter Bildung einer Centrodesmose, streckt sich auch das umhüllende Centrosoma; indem um die Centriolen eine kompaktere Anhäufung von Centroplasmasubstanz erhalten bleibt, hellt sich unter Auffaserung die mittlere Partie des stets an Größe zunehmenden Centrosomas, welches sich graduell in die mächtige Spindel verwandelt (Dialula). Ob dieser klare Bildungs-

modus auch für andere Beispiele der Centralspindeln Anwendung findet, bleibt vorderhand dahingestellt. Nach der Anschauung von BOVERI, welcher in den Centralkörpern der Mitose, seine Centrosomen und nicht Centriolen erblickt, wäre wohl der Sachverhalt so zu deuten, daß die Centrosomen (Polkörper) im gleichen Tempo Substanz assimilieren und daraus Spindelfasern entstehen lassen; eine Volumzunahme derselben dürfte, natürlich, dabei nicht stattfinden.

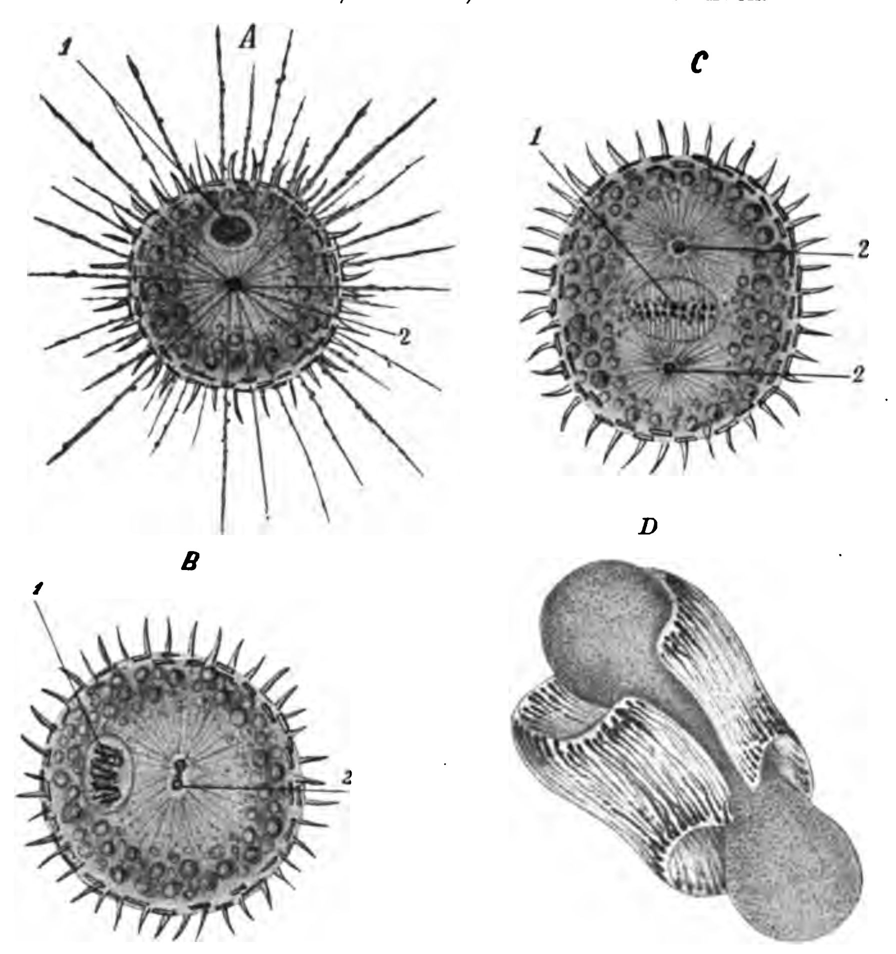


Fig. 161. Beispiele extranukleärer, cytoplasmatischer Spindeln bei Protozoen. *A*, *B*, *C* Acanthocystis aculeata (nach SCHAUDINN, '96). 1. Kern. 2. Centralkorn. *D* Anaphase der Noctiluca miliaris; hantelförmige, scharf konturierte Spindel. (Nach CALKINS '99.)

Es wären vielleicht auf diesem Wege die Anschauungen von HEIDENHAIN gut in Einklang mit den oben angeführten Beobachtungen zu bringen. Eine interessante Beobachtung v. D. STRICHT's scheint ebenfalls für einen genetischen Zusammenhang der Centralspindel mit Centrosomen zu sprechen. Der genannte Autor fand, daß die erste Richtungsspindel bei Thysanozoon bald im innern des Kernes bald im Cytoplasma entsteht. Die Erklärung dieser merkwürdigen Schwankung wäre nach v. D. STRICHT nur

so denkbar, daß die Spindel aus der Substanz des Centrosomen entsteht und ihre topographischen Beziehungen zum Zellkern sich je nach der Lage des ersteren gestalten (das Centrosom des Thysanozoon ist intranukleärer Herkunft (SCHOCKAERT).

Die Protozoen liefern uns ebenfalls viele exquisite Fälle von rein cytoplasmatischen Spindeln, neben solchen rein nukleärer Herkunft. Eine ganz rudimentäre Form der ersteren wird nach den Untersuchungen von SCHAUDINN durch die Paramoeba EILHARDII geliefert, bei welcher ein eigentümlich kompakter „Nebenkörper“ die Sphäre vertritt.

In schönster Ausbildung kommen Centralspindel und Mantelfasern aus der Sphäre der Noctiluca zu Stande (ISCHIKAWA, CALKINS, s. S. 255). Ganz überraschend nahe den Mitosenformen der Metazoen stehen nach der schönen Untersuchung von SCHAUDINN die Verhältnisse bei den Heliozoen. Das Centralkorn derselben, in welchem die Axialfilamente der Pseudopodien zusammentreffen (beschrieben von R. HERTWIG u. A.) funktioniert als echtes Centrosom. Die ganze Spindel entsteht extranukleär (Fig. 161).

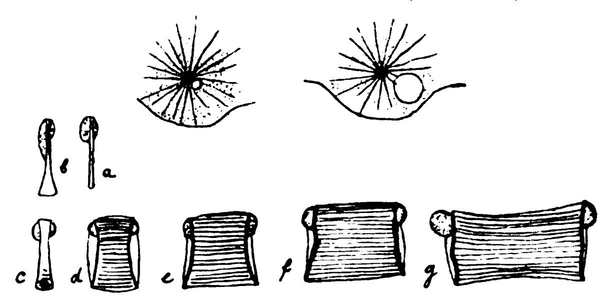


Fig. 162. Entstehung der Centralspindel bei Pinnularia oblonga. Centrosomen den Polen angelagert. (Nach LAUTERBORN '96.)

Eine eigentümliche Sonderstellung nimmt nach den interessanten Ermittelungen LAUTERBORN's die Centralspindel der Diatomeen sowohl ihrer Gestalt, als ihrer Genese nach, ein. Das erste Auftreten der Centralspindel läßt sich auf ein ganz frühes Stadium zurückverfolgen, in welchem sie in Form eines kleinen hellen Bläschens sich von dem ziemlich voluminösen Centrosoma abzuschnüren scheint. Indem sie nun in rascher Folge die eigentümlichen in a—f (Fig. 162) abgebildeten Umwandlungen durchmacht, dringt sie auf dem Stadium f in den Kern hinein und führt nun zu einer ganz eigenartigen mitotischen Figur (Fig. 158). Sehr eigentümlich ist auch das Verhalten der Centrosomen, welche sich in früheren Stadien den Spindelpolen, und zwar stets excentrisch anschmiegen, vom Stadium der Metaphase an, von denselben abrücken und, wie es scheint, abgesehen von Strahlenerzeugung, sich ganz passiv bei dem Teilungsvorgange verhalten.

Die Spindelbildung in den übrigen pflanzlichen Zellen bietet keine direkten Anhaltspunkte für den oben geschilderten rein cytoplasmatischen Typus. Die mit Centrosomen versehenen Spindeln der niederen Pflanzen (Thallophyten und Bryophyten) gehören dem reinen nukleären Typus zu, die Spindeln der höheren Pflanzen sind gemischter Herkunft.

Ein strenges Kriterium einer rein nukleären Spindel kann nur in denjenigen Fällen durchgeführt werden, wo zur Zeit der vollen Aus-

bildung derselben die Kernmembran noch intakt erscheint. Es sind somit entweder Spindeln ohne Polstrahlungen, ev. scharf differenzierte Centrosomen, oder solche mit unmittelbar der Kernmembran anliegenden, mit derselben gewissermaßen verwachsenen Centrosomen. Die schönsten

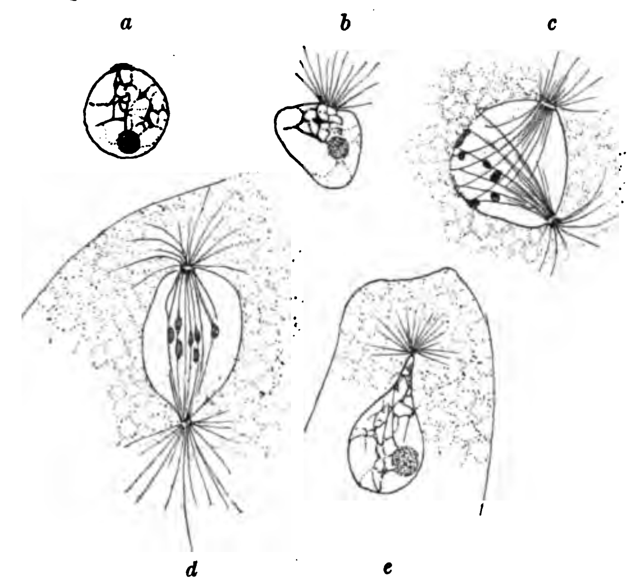


Fig. 163. Mitose der Ascuskerne eines Pilzes — Erysiphe (nach HARPER '97).
a Ruhender Kern mit kappenförmigen Centrosom. *e* Tochterkern.

Beispiele letzterer Art werden von mehreren pflanzlichen Objekten geliefert, so z. B. von dem Ascus des Pilzes Erysiphe (HARPER), Stypocaulon (SWINGLE), Fucus (STRASSBURGER) u. m. A. Bei tierischen Zellen scheint dieser Typus nicht sehr häufig zu sein und dürfte im

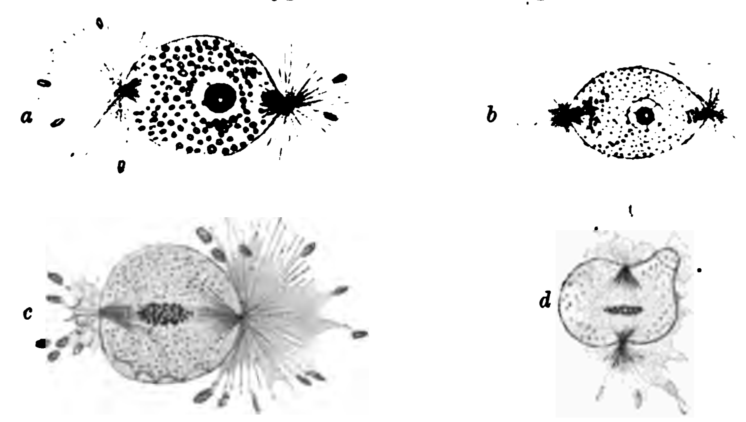


Fig. 164. Mitose bei Stypocaulon (nach SWINGLE 97).
Die Centrosomen sitzen in allen Stadien (auch in den Teilungspausen) der Kernmembran dicht an: die Polstrahlung stets asymmetrisch.
a, *b* Vordringen der Kinoplasmastrahlen in den Kern; die punktförmigen Chromosomen werden aus der peripheren Lage durch die Kinoplasmastrahlen in eine Aequatorialplatte (*c* u. *d*) angeordnet. Schwund des Nucleolus.

wesentlichen auf Infusorien (Pfitzner, Maupas, R. Hertwig) einige Rhizopoden (Schewiakoff) und einige Richtungsspindeln (Boveri) beschränkt sein.

Eigentümlich ist das Verhalten der Spindelpole in den erstgenannten tierischen Objekten. Ein distinktes Centrosom (Polkörper) ebenso wie Polstrahlung werden stets vermißt; statt dessen ist eine mehr oder weniger scharf gezeichnete Substanzanhäufung an den Spindelpolen vorhanden; diesen Polplatten, welche allgemein mit Centrosomen homologisiert werden, dürfte jedoch kaum die gleiche physiologische Wertigkeit wie letzteren zukommen.

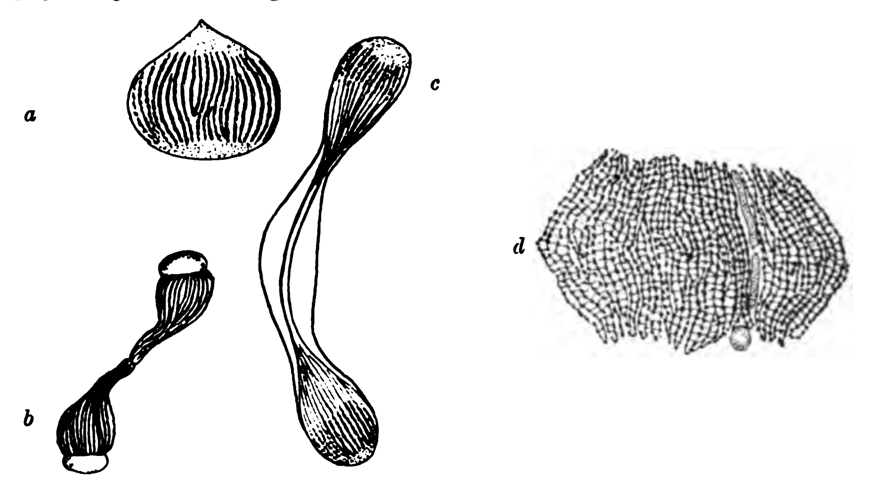


Fig. 165. Mitosen bei verschiedenen Protozoen (ohne individualisierte Centrosomen).
a Macronucleolus von Spirochona (Infusorie).
b u. *c* Mikronucleolus von Paramäcium.
d Ceratium hirundinella (Dinoflagelate).
a—*c* nach R. Hertwig '89, *d* nach Lauterborn '95.
In *d* Durchschnürung des Nucleolus.

Die polare, nicht faserige Substanzanhäufung an den Spindelpolen kann durchaus nicht als ein konstanter, integrierender Bestandteil jeder rein nukleären Spindel angesehen werden, da sowohl Protozoen (z. B. Ceratium hirundinella (Lauterborn), wie auch einige Richtungsspindeln Copepoden (Häcker), wahrscheinlich auch Ascaris (Boveri)) jeder Spur derselben entbehren.

Ein recht häufiges Vorkommnis bei Metazoenzellen ist die Kombination der rein nukleären Centralspindel mit cytoplasmatischen Polstrahlungen. Besonders prägnant sind die Verhältnisse in den Richtungsspindeln der Copepoden (Rückert), in den Spermatocyten von Pentatoma (Montgomery) Ascaris (Brauer) (Fig. 166), Ophryotrocha (Korschelt) u. m. a.

Eine eigentümliche Art einer rein nukleären Spindel wurde neuerdings von M. u. P. Bouin und Meves und v. Korff an den Spermatocyten des Lithobius forficatus beschrieben. Als erstes tritt bei diesen Zellen eine schöne cytoplasmatische Spindel auf, die jedoch zur Kernteilung gar nicht verwendet wird (Bouin). Indem die Centrosomen sich dicht an die entgegengesetzten Pole der Zellperipherie be-

geben, und eine vage Strahlung des ganzen Zelleibes erzeugen, beginnt auch am Kern eine Umwandlung in eine karyokinetische Spindel mit stumpfen Polen. (Der Vorgang bietet anscheinend viel Analoges mit dem Verhalten der Blepharoplasten in den Pollenzellen (S. 311).)

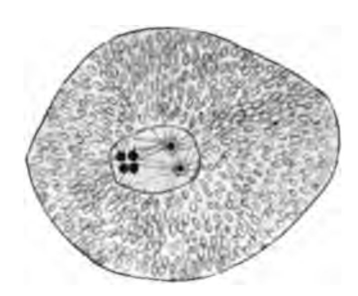




Fig. 166. Reifungsteilung des Spermatocyten von Ascaris. (Nach BRAUER '93.)

Obwohl MEVES und KORFF ihre Beobachtung an Lithobius zu Gunsten der centrosomalen Natur der Blepharoplasten verwerten, scheinen doch die gewichtigen Bedenken der Botaniker dadurch nicht definitiv widerlegt zu sein. Es muß ja zugegeben werden, daß weder in pflanzlichen noch in dem tierischen Objekte eine wirkliche innige Beziehung der Spindel zu den betreffenden Polgebilden nachweisbar ist, und, was uns für jede Auffassung der Mitose von Belang erscheint, die Fasern der Spindel nicht mal virtuell gegen die „Centrosomen" konvergieren. Ohne somit die Provenienz oder die weiteren Schicksale der Centrosomen des Lithobius anzuzweifeln, sollte man in objektiver Weise zugeben, daß die vorliegende Mitose der Spermatocyten, ohne irgend welche Beteiligung der Centrosomen abläuft.



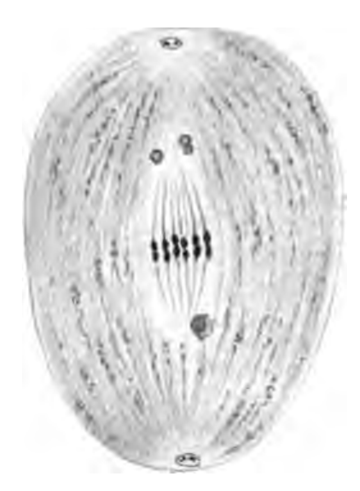


Fig. 167. Mitose in den Spermatocyten von Litobius forficatus. (Nach MEVES und v. KORFF '901.)

Von großem Interesse ist das gelegentliche Auftreten von rein nukleären Spindeln in Objekten, die normalerweise eine solche cyto-

plasmatischer Herkunft besitzen; es gehören hierher die interessanten Angaben von Wassilieff über künstlich erzeugte Furchung bei unbefruchteten Echinodermeiern; besonders auffallend ist dabei die verschieden starke Beteiligung des Cytoplasmas an dem Aufbau der Spindel, je nach dem angewandten Reize. Die Strychnineier liefern z. B. einen Typus, der in ganz merkwürdiger Weise der Richtungsspindel der Ascaris entspricht. Die „Magnesiumeier" weisen dagegen die schönsten cytoplasmatischen Strahlungen auf.

Sehr häufig ist das Auftreten rein nukleärer Spindel bei abortiver Teilung der atretischen Follikel der Säuger (Rabl u. A.).

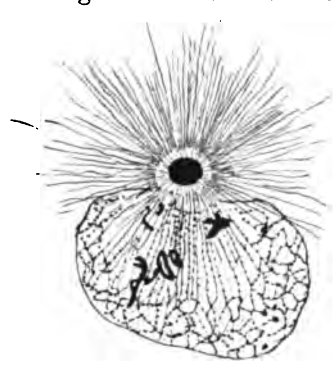


Fig. 168. Prophase in einem Ovocyt eines Polycladen (Thysanozoon). Partieller Schwund der Kernmembran. Beginn der Orientierung des Kerngerüstes zur Spindel (nach Schockaert '901).

Die Beteiligung des Kernes bei der Entstehung der Spindel ist sehr bedeutend auch bei dem häufigsten Typus der Mitose, der gemischten achromatischen Figur, welche sowohl tierischen als für pflanzlichen Objekten eigen ist.

Die Verbindung des cytoplasmatischen Teiles der achromatischen Figur mit den nukleären Elementen, wird in der Regel durch eine allmähliche fortschreitende Auflösung der Kernmembran eingeleitet. Die Orientierung der Kerngerüste wird gewöhnlich erst nach erfolgter Auflösung eingeleitet; wieweit die plasmatischen Spindelfasern in die Kernhöhle vordringen und sich an die Chromosomen anheften, in welchem Umfange die Zugfasern von dem Kerngerüst selbst geliefert werden, dürfte vom Objekt zum Objekt variieren und keinem allgemeingültigen Schema unterworfen sein.

Es sind auch kombinierte Spindeln möglich, bei welchen die Kernmembran stets erhalten bleibt (Actinosphaerium R. Hertwig). Das Liningerüst des Kernes erscheint hier parallelfaserig angeordnet, die Fasern endigen in ziemlich scharf gezeichneten nukleären Polplatten; an diese Platten schließt sich die kegelförmige Plasmaspindel, deren Faserung keine genaue Uebereinstimmung mit den nukleären Elementen aufweist.

(Genaueres über Verbindung der achromatischen und chromatischen Elemente siehe voriges Kapitel.)

Kapitel VIII.

Amitose.

So einfach auch die Abgrenzung der Amitose gegen die Mitose, und ihre scharfe Charakteristik erscheinen mag, so ist sie streng genommen nur für die extremen Repräsentanten beider Teilungstypen durchzuführen; die naheliegendste, bereits von FLEMMING gegebene Definition der Amitose liegt selbstverständlich in dem Fehlen der

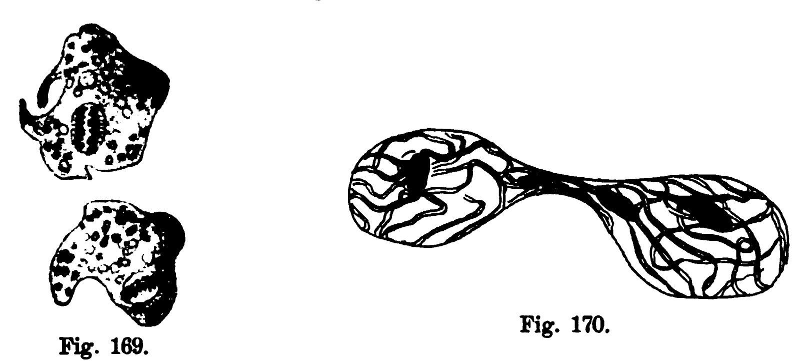


Fig. 169.

Fig. 170.

Fig. 169. Mitosenähnliche Kernteilung des Plasmodium malariae. (Nach SCHAUDINN '902.)

Fig. 170. Direkte Kernteilung mit deutlich fadiger Anordnung des Chromatins (aus dem Wandbelag vom Embryosack der Vicia faba). (Nach BUSCOLEONI aus A. ZIMMERMANN '96.)

mitotischen, d. h. fadigen Elemente in der Teilungsfigur; nun liegen aber einerseits zahlreiche, der Mitose hinzuzählende Fälle, namentlich bei Protozen vor, bei welchen weder die kleinen, formlosen Klümpchen des Chromatins, noch die Andeutungen der achromatischen Struktur, zum mindesten bei den, uns zugänglichen Vergrößerungen von fadigen Differenzierungen zu sprechen gestatten (Fig. 169); es sind aber andererseits manche Beispiele anzuführen, welche trotz ziemlich ausgesprochener fadiger Strukturen der sich teilenden Elemente, trotzdem und wahrscheinlich mit Recht, der Amitose hinzugezählt werden; wir wollen hier die Zustände des Makronucleus der Infusorien, den interessanten Teilungsmodus bei Vicia faba (BUSCOLEONI) (Fig. 170) u. m. A. anführen.

Von besonderer Wichtigkeit für die Beurteilung der biologischen Wertigkeit der Amitose ist nun die Untersuchung der Frage, ob eine genaue Halbierung des Kernes, resp. seiner chromatischen Elemente bei Amitose möglich ist oder nicht; nur im ersteren Falle wird ein physiologisches Alternieren der Amitose und Mitose in einer gegebenen Zellengeneration möglich sein. Wenn auch die älteren Untersuchungen über Amitose uns vorwiegend Beispiele einer ganz unregelmäßigen Zerschnürung oder mehrfachen Fragmentierung des Kernes vorführten und dadurch die große Inkonstanz der Verteilung der Kernbestandteile bei der Amitose beweisen, so kann darin keinesfalls ein durchgehendes Charakteristikum der Amitose erblickt werden; entsprechend der physiologischen Bedeutung der Amitose in den Fällen, wo dieselbe als unregelmäßige Fragmentierung des Kernes auftritt, wird es ja in der Tat garnicht auf eine genaue Halbierung des Kernmaterials, als vielmehr, höchstwahrscheinlich auf eine bedeutende Zunahme der Gesamtoberfläche des Kernes ankommen (Flemming u. A., Garnier u. m. A. in den Drüsenzellen vgl. S. 192 ff.); es pflegt auch dementsprechend einer unregelmäßigen Kernfragmentierung, eine Zellteilung nicht nachzufolgen.[1])

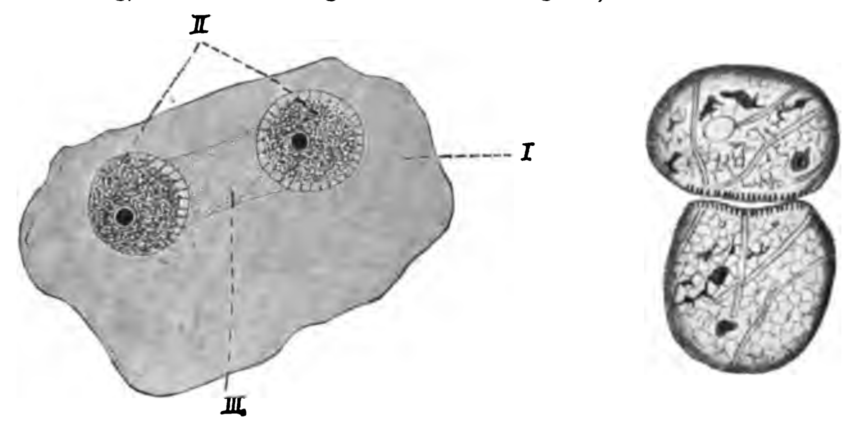


Fig. 171. Amitose im Blasenepithel der Maus. III Breite (achromatische) Verbindungsbrücke zwischen beiden Teilhälften. (Nach Nemiloff '903.)

Die neuere Forschung hat uns dagegen zahlreiche Fälle vorgeführt, in welchen, soweit man beurteilen kann, die Verteilung des Kernmaterials in der Amitose eine höchst regelmäßige ist, was sowohl aus dem mikroskopischen Bilde, wie aus den nachfolgenden Schicksalen der Zellen in der Weiterentwicklung gefolgert werden kann (s. u.).

Wenn somit der Verteilungsmodus des Chromatins allein, als genügendes Charakteristikum der Amitose zuweilen versagt, so scheint auf den ersten Blick die völlige Abwesenheit der achromatischen Struktur in der Teilung, namentlich der Strahlungen im Protoplasma eine durchgehende Regel zu sein, was jedoch bei näherer Unter-

[1]) Es darf aber auch andererseits nicht außer Acht gelassen werden, daß unter abnormen oder pathologischen Umständen eine ungleichmäßige Chromatinverteilung auch bei mitotischen Vorgängen auftritt, speziell in den Carcinomzellen (Galleoti) bei abnormen Teilungen der chemisch gereizten Seeigeleier (O. u. R. Hertwig, Norman, Morgan, Wilson u. m. A.).

suchung sich auch als nicht durchaus zutreffend erweist. Strahlungen scheinen in der Tat stets zu fehlen, was wir jedoch auch von einigen Typen der Mitose kennen; achromatische, zuweilen faserig gebaute Verbindungsbrücken zwischen den auseinanderweichenden Kernhälften, wurden jedoch von einigen Autoren als direkte Uebergangstypen zu echten Mitosen geschildert. In dieser Weise schildert z. B. Kliemenciewicz das Verhalten der Kerne bei einigen amöboiden Zellen aus dem Heuinfus, welche alle Variationen von echter Mitose bis zur Amitose aufzuweisen scheinen. Nemiloff hat nun neuerdings breite, nicht chromatische Verbindungsbrücken zwischen den auseinanderweichenden Kernen im Epithel der Harnblase der Maus beschrieben über deren Herkunft er allerdings im unklaren blieb (Fig. 171). Aehnliche Verbindungen wurden schon früher von anderen Autoren, namentlich von Arnold geschildert, jedoch für Gebilde chromatischer Natur erklärt.



Fig. 172. Verschiedene Formen der Amitose der Leukocyten des Salamanders. (Nach Flemming '91.)

Der Vorgang selbst der Amitose gestaltet sich in seiner einfachsten Form als eine bisquitförmige Einschnürung des Kernes, wobei die Verbindung der Teilstücke immer schmäle rund länger wird, um schließlich nach weiterer Entfernung der beiden Teilhälften in der Regel einzureißen (Fig. 172). Eine Zweiteilung des Kernes bei Amitose scheint übrigens nur ein Spezialfall einer mehrfachen Fragmentierung derselben zu sein. Die starke Dehnung und Auseinanderweichen der Tochterkerne, welche namentlich in verschiedenen Leukocytenformen recht häufig auftritt, bildet jedoch durchaus nicht die Regel, da nach der Schilderung von Bouin, Regaud, Telliesnitzky, v. Bardeleben, Nemiloff u. m. A. auch eine Art Furchung dss Kernes, d. h. eine tief einschneidende Falte seiner Oberfläche zur Durchschnürung führen kann.[1])

Eine interessante, von Nemiloff geschilderte Eigentümlichkeit dieser letzteren Durchschnürungsweise ist eine deutliche, grobe

[1]) Obwohl die Richtigkeit der Deutung dieser Bilder durch einige Autoren in Zweifel gesetzt wurde, kann derselbe namentlich angesichts der Amitosenformen in vielen Drüsenzellen und namentlich der Bilder von Nemiloff nicht länger bestritten werden.

Strichelung der zugekehrten Seiten der Tochterkerne (Fig. 171). Sehr verschieden scheint schließlich auch das Verhalten der Kernkörperchen in der Amitose zu sein. In vielen Fällen (CARNOY, WEELER, HOYER, KORSCHELT, NEMILOFF) wird die Durchschnürung des Kernes selbst durch einen entsprechenden Vorgang des Nucleolus eingeleitet und dadurch das ursprünglichste, schon von REMAK aufgestellte Schema der Kernteilung verwirklicht.

In vielen anderen Fällen verbleibt dagegen der ungeteilte Nucleolus in einer der Teilhälften, wie z. B. nach REGAUD in konstanter Weise bei der amitotischen Teilung der SERTOLI'schen Zellen des Hodens der Fall sein soll.

Obwohl die Strahlungserscheinungen und entsprechende Betätigung der Centrosomen dem Wesen der Amitose völlig fremd bleiben, findet jedoch in vielen Fällen eine Einwirkung der Sphäre auf den Kern in einer Weise statt, welche der ersteren für diese Fälle eine aktive Rolle bei den Vorgängen der Kernfragmentierung vindizieren läßt. Die erste diesbezügliche Beobachtung verdanken wir MEVES, welcher an den Spermatogonien des Salamanders einen eigentümlichen Vorgang einer Abschnürung von Kernteilen durch ein sich ringförmig um dieselben anlegendes, durch Umwandlungen der Sphäre entstehendes Band beschrieb.

Neuere Beobachtungen über „Ring- und Lochkerne" bringen nun einige nähere Aufschlüsse über die eigentümliche, perforierende Tätigkeit einiger Zellsphären. Indem sich dieselben nach den Angaben von



Fig. 173. Entstehung der Lochkerne im Epithel der Descemet'schen Membran unter Einwirkung von Sphären (in der Zelle *b* schimmern zwei Löcher des Kernes durch). (Nach BALLOWITZ '900.)

BALLOWITZ, den Kernen (im Epithel Descemeti) anlegen und sich durch denselben durchzwängen, hinterlassen sie weite Löcher in den Kernen. NEMILOFF schildert nun ganz analoge Vorgänge an den Leberleukocyten des Salamanders, bei welchem durch die entsprechende Tätigkeit der Sphäre eine schließliche Zersprengung des Kernes bewerkstelligt werden soll. Ob die Strahlen der Sphäre mit der Kernsubstanz in direkten Kontakt treten, konnte von den Autoren nicht ermittelt werden.

Ueber die Entstehung der Ring- oder Lochkerne existieren zahlreiche Angaben: nach der schon älteren Untersuchung von GÖPPERT handelt es sich um eine Invagination und schließlichen Durchbruch der Kernmembran, somit um einen den Angaben von BALLOWITZ und NEMILOFF analogen Vorgang, wobei allerdings der Sphären keiner Erwähnung getan wurde. Die regelmäßig vorkommende Lagerung der Sphäre innerhalb des Loches oder der Einbuchtung der Leukocytenkerne wurde von FLEMMING entdeckt. v. KOSTANECKI und MEVES konnten schließlich die Herkunft der Ringkerne in den Spermatocyten des Salamanders aus den Figuren der Tochtersterne der Mitose ganz graduell verfolgen (vgl. Fig. 174).

Die Ergebnisse der älteren Erforschung der Amitose, welche im Jahre 1892 von FLEMMING subsummiert wurden, führten letzteren

zum Schlusse, daß von einem wirklichen Uebergange zwischen Mitose und Amitose vorläufig (nach dem damaligen Stand des Wissens) nicht die Rede sein könnte.[1]) Neuere Untersuchungen sind jedoch im Stande, diese scheinbare Kluft auszufüllen, indem einerseits Uebergangstypen zwischen beiderlei Formen vielfach beschrieben, andererseits aber eine gewisse Vertretbarkeit beider Modi der Kernteilung konstatiert werden. Die, bei vielen niederen Protisten vorkommenden Kernteilungstypen, können in der Tat nur mit einer gewissen Willkür als dem einen oder dem anderen Typus hinzugehörend betrachtet

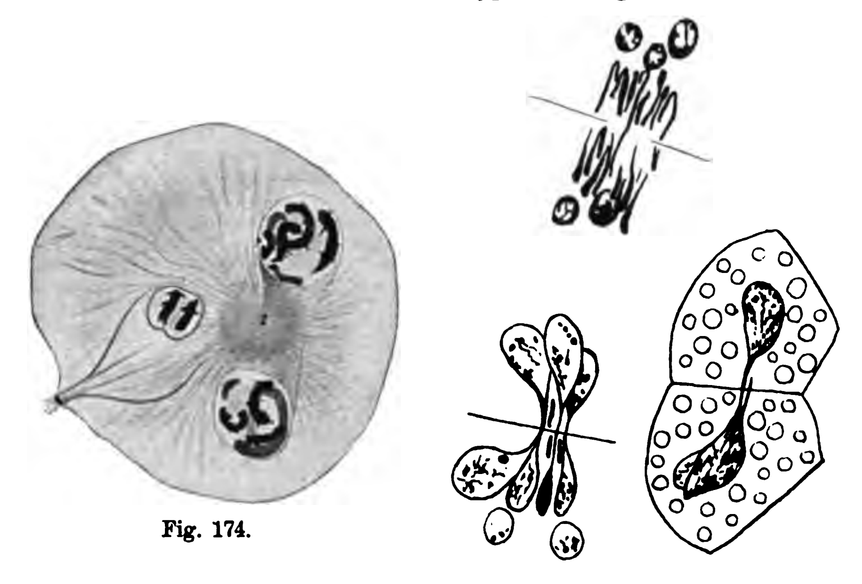


Fig. 174. Fig. 175.

Fig. 174. Ringkern, aus einem Tochterstern der Mitose im Spermatocyt des Salamanders entstanden. Zwei abgesprengte Chromosomen führten zur Bildung eines accessorischen Kernes. (Nach Meves '97.)

Fig. 175. Amitosenähnliche Teilungen in den ätherisierten Blastomeren der Copepoden. (Nach V. Haecker '99.)

werden, müssen vielmehr als echte, normalerweise vorkommende Uebergangsformen gelten. Wir können uns somit völlig R. Hertwig anschließen, wenn er betont, daß „wir jetzt in der Lage sind, zwischen den einfachsten Formen der Kerndurchschnürung (direkte Kernteilung) und den komplizierten Vorgängen der Karyokinese alle Uebergänge festzustellen und damit den sicheren Nachweis zu führen, daß zwischen direkter und indirekter Kernteilung keine Grenze existiert“. Als Uebergangsstufen wären vorwiegend diejenigen Fälle zu betrachten, in welchen eine Längsfaserung des Kerngerüstes die Teilung begleitet. Es wären dann nach Hertwig diejenigen Fälle anzuschließen, bei welchen, wie den Infusorien und dem Actinosphaerium, die Spindelfasern an den Polen durch homogene, in ihrem richtenden Einflusse die Centrosomen ersetzende Platten vereinigt werden.

[1]) Die entgegen lautenden Angaben von Arnold, Carnoy u. A. wurden von Flemming als zu echten Mitosen gehörend beurteilt.

Von hohem Interesse sind nun durch Aethereinwirkung zu erzeugende Uebergangstypen zwischen Mitose und Amitose in den Furchungskernen der Copepoden (V. HAECKER). Der Autor hält es allerdings für verfrüht, die geschilderten Verhältnisse für echte Bindeglieder zwischen Amitose und Mitose zu erklären, hebt aber die frappante Aehnlichkeit gewisser Stadien mit echten Amitosen hervor (Fig. 175).

Die Tatsache der Existenz morphologischer Uebergänge zwischen beiden Kernteilungstypen führt uns auf die, vielleicht noch wichtigere Frage nach ihrer physiologischen Vertretbarkeit, und was damit eng zusammenhängt, auf die Verwendbarkeit der Amitose für das normale Fortbestehen und Vermehrung der Zelle. Die Ansichten auf diesem Gebiete haben gerade in den letzten Jahren wichtige Umwandlungen erfahren, indem man jetzt ziemlich allgemein geneigt ist, der Amitose eine größere biologische Wertigkeit beizumessen, als es ihr seitens der älteren Autoren, namentlich FLEMMING und besonders ZIEGLER und VOM RATH zuteil wurde.

Wie FLEMMING sich wiederholt, allerdings stets mit Reserve ausgedrückt hatte, ist die Amitose in den Geweben der höheren Tiere und Pflanzen „ein Vorgang, der nicht mehr zur physiologischen Neulieferung und Vermehrung von Zellen führt, sondern, wo er vorkommt, entweder eine Entartung oder Aberration darstellt, oder vielleicht in manchen Fällen (Bildung mehrkerniger Zellen durch Fragmentierung) durch Vergrößerung der Kernperipherie dem cellulären Stoffwechsel zu dienen hat."

Die extremste Ansicht wurde schließlich von ZIEGLER und VOM RATH vertreten, indem, wie letzterer Autor sich ausdrückt, „einer Zelle, die einmal direkte Kernteilung erfahren hat, damit ihr Todesurteil gesprochen sei, sie könne sich dann zwar noch einige Male direkt teilen, gehe aber bald unfehlbar zu Grunde."

Daß die in dieser Form ausgesprochene Ansicht über das Wesen der Amitose zu weit geht, wird jetzt wohl ziemlich allgemein anerkannt und auch einige der von den genannten Autoren angeführten tatsächlichen Belege als nicht ganz zu Rechte bestehend erkannt.

Daß jedoch die allgemeine Begründung des Standpunktes von FLEMMING Richtiges in sich birgt, kann ja nicht bestritten werden, da das Auftreten der Amitose in der überwiegenden Mehrzahl entweder auf pathologische Gewebe oder auf solche von nur sehr geringer Lebensdauer und ohne wirkliche Organisationsfähigkeit beschränkt bleibt (Eihüllen, Placentarzellen, Sekretzellen usw.).

Von großer Wichtigkeit für andere Fragen ist dagegen die, nun sicher begründete Erkenntnis, daß einmalige oder auch wiederholte Amitosen in den Lauf der Entwicklungs- und Vermehrungsvorgänge der Zellen eingeschaltet werden können, ohne dieselben nach irgend einer Seite zu beeinträchtigen, daß, somit eine regelrechte Verteilung, gewöhnlich Halbierung der Kernelemente sowohl durch die komplizierten amitotischen als auch durch die einfachen amitotischen Vorgänge vollbracht werden kann. In dieser Tatsache erblicken wir die Hauptstütze der in Kap. VII hypothetisch ausgesprochenen Ansicht, nach welcher die Mitosen der Metazoen, abgesehen von den Bedürfnissen der Kern- und Zellteilung, noch anderen, zum größten Teile noch unbekannten stofflichen Vorgängen der Zelle obliegen.

Als erster indirekter Beweis sollen die interessanten von NEMILOFF gelieferten Bilder der Amitose im Blasenepithel der Maus angeführt werden, welche wohl keinen Zweifel an der Möglichkeit einer genauen Halbierung des Kernmaterials bei der Amitose zulassen. Der Verfasser hebt nämlich hervor, daß dem Durchschnürungsvorgange der Kerne eine auffallende regelmäßige Anordnung des Chromatins im Kerngerüst vorangeht, welche dann, nach abgelaufener Teilung wieder unregelmäßig wird. Von großer Wichtigkeit sind

auch die Feststellungen nach welchen Amitosen in den Ersatzzellen der Drüsen zu finden sind.

Die ausschlaggebenden Beweise in der oben bezeichneten Richtung wurden jedoch von PFEFFER und NATANSOHN geliefert, welchen der Nachweis gelang, daß nach mehrfacher, durch Aetherwirkung künstlich erzeugter Amitose in den Spyrogyrafäden (GERASSIMOFF '99), die Zellen zu vollständig normalen Mitosen zurückkehren können.

Ein ähnlicher, wenn auch weniger eindeutiger Beweis ist von V. HÄCKER für Copepodeneier erbracht worden, indem in der Folge seiner, in Fig. 175 geschilderter amitoseähnlicher Typen normale Mitosen und ungestörter Entwicklung auftraten.

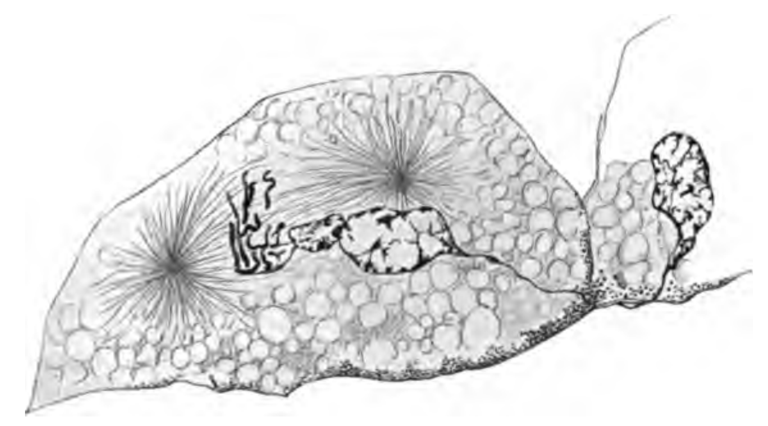


Fig. 176. Mitose, einer amitotischen Teilung in einer Tritonblastomere nachfolgend. (Die Kerne der beiden benachbarten Blastomeren zeigen noch Reste ihres Verbindungsfadens.) Die Dotterplättchen wurden durch Centrufugieren entfernt.

Ich selbst konnte beim Centrifugieren junger Furchungsstadien von Tritoneneiern das gelegentliche Auftreten deutlicher Amitosen konstatieren; von besonderem Interesse ist nun der in Fig. 176 abgebildete Zustand, in welchem noch deutliche Residuen der abgelaufenen und von Zellteilung gefolgter Amitose mit einer echten mitotischen Figur (welche einen Teil des gelappten Kernes ergriffen hat) kombiniert sind.

Es muß demnach dem von PFEFFER aufgestellten Satze über die Möglichkeit einer physiologischen Vertretbarkeit beider Kernteilungsmodi unbedingt beigepflichtet werden.

Kapitel IX.

Streitfragen und Theorien der Zellteilung.

A. Entstehung der Strahlung (das Archoplasma).

Die Frage nach der Art des Materials zum Aufbaue der mitotischen Figur hat in den letzten Jahren eine bedeutende Klärung erfahren. Von besonderer Wichtigkeit war die Erkenntnis, daß eine strenge Unterscheidung, ob nukleär, ob plasmatisch, für das tiefere Eindringen in das Wesen der Mitose von untergeordneter Bedeutung erscheint, namentlich im Vergleich zu einem anderen weittragenden Problem, welches in der verschiedensten Form von Boveri, Strasburger, Prénant u. A. vorgebracht wurde: ist eine spezifisch mit Teilungsangelegenheiten betraute Substanz in der Zelle anzunehmen oder nicht? Diese Substanz, welche von Boveri mit dem Namen Archoplasma, von Strasburger — Kinoplasma, von Prénant — Protoplasma superieur belegt wurde, wird von vielen Autoren ebenso in Abrede gestellt, wie sie von anderen im weitesten Umfange zur Geltung gebracht wird.

Eine gewisse Klärung des Begriffes muß der näheren Erörterung vorausgeschickt werden. Welcher Art diese angeblich spezifische Substanz in der Zelle auch sein mag, sie kommt jedenfalls nicht durch ihre chemischen Eigenschaften, sondern durch ihre Konfigurationen (faserige Strukturen) zu ihrer spezifischen Funktion. Eine Identifizierung eines Kinoplasmas wird somit auch nur in Anbetracht ihrer funktionellen Leistungen erfolgen können. Es muß somit ein bestimmter Komplex von funktionellen Eigenschaften stets da nachweisbar sein, wo wir einen Teil des Archoplasmas oder Kinoplasmas oder ihrer Produkte zu erkennen glauben.

Obwohl sich sehr nahestehend, sind die Begriffe des Archoplasma, Kinoplasma und Plasma superieur[1]) aus verschiedenen Erwägungen entstanden und bedürfen auch einer gesonderten Be-

[1]) Letztere ist bedeutend weiter als die zwei ersteren gefaßt und umfaßt die Gesamtheit des tätigen Plasmas, wobei es selbstverständlich an Schärfe und Bedeutung entsprechend einbüßt.

sprechung. Am meisten aus unmittelbarer Beobachtung der Tatsachen ist der von Boveri aufgestellte Begriff des Archoplasma entsprungen.

Mit dem Namen Archoplasma hat Boveri im Jahre 1884 die eigentümliche, um die Centrosomen des Ascariseies angehäufte Substanz beschrieben, die je nach dem Teilungszustande des Eies bald ein mehr körniges, homogenes Aussehen, bald einen fadigstrahligen Bau aufweisen und auch durch ihre eigentümliche „Reaktion“ der Essigsäure gegenüber von dem übrigen Zellplasma scharf abstechen soll. Das Archoplasma der Furchungszellen stammt durch Teilung aus demjenigen der Mutterzellen und läßt aus sich die gesamte achromatische Figur hervorgehen. Auch in seinen weiteren Publikationen scheint Boveri seine Ansicht von der Spezifizität der um das Centrosoma gelegenen Plasmasubstanz aufrecht zu halten. „Nachdem das Centrosom aus seiner abgeplatteten Gestalt zur Kugelform



Fig. 177. Archoplasma in den Ascarisblastomeren. In der oberen feinkörnig, nicht strahlig, in der unteren, beginnende Spindelbildung — deutliche Strahlungen. (Nach Boveri '901.)

zurückgekehrt ist, wird manchmal etwas später auch die Sphäre wieder annähernd kugelig. Die Anordnung zu radialen Fäden verschwindet mehr und mehr und geht in vielen Fällen vollständig verloren. Man findet im Umkreis des Centrosomas ein dicht körniges, vielleicht wabiges Plasma, das sich in seinem ganzen Habitus und auch in seinem Verhalten gegenüber gewissen Farbstoffen von dem übrigen Plasma sehr deutlich unterscheidet (Archoplasma). Diese An-

häufung wird in manchen Fällen sehr klein und unscheinbar, indem ein großer Teil der Astrosphärensubstanz sich im übrigen Plasma verteilt, oder sich in dieses verwandelt.[1]) In diesem Falle ist auch das Material, aus dem sich die neuen Sphären anlegen, zunächst äußerst spärlich." BOVERI teilt die Ehre der Entdeckung der Archoplasmakugeln im Ascarisei mit VAN BENEDEN, welcher dieselben Gebilde als Attraktionssphären beschrieb und auch ihr Verhalten der Essigsäure gegenüber hervorgehoben hat. Obwohl er sie ebenfalls für integrierende Bestandteile der karyokinetischen Figur erklärt und samt dem Corpuscule central (BOVERI's Centrosoma) für echte Zellorgane hält, mißt er ihnen eine etwas abweichende Struktur und Funktion bei.

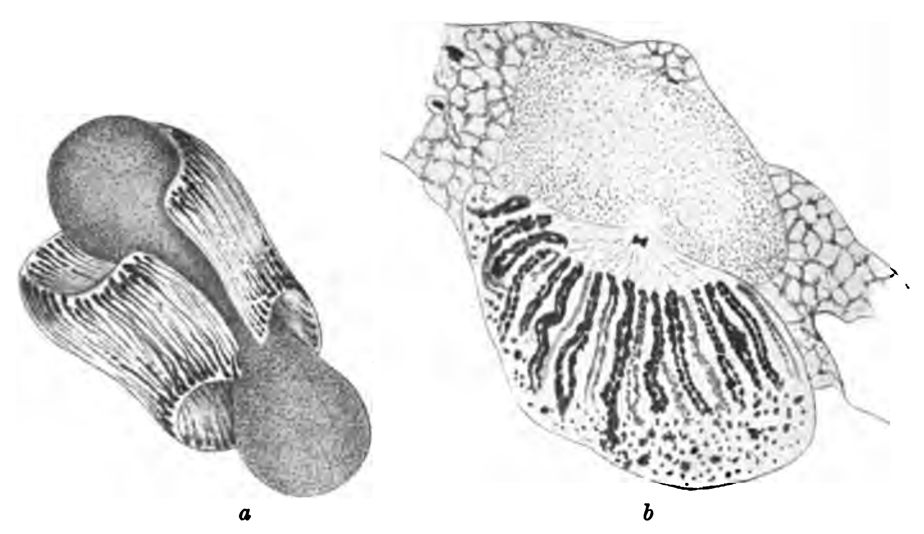


Fig. 178. Anaphase in Noctiluca miliaris. Scharf abgesetzte, nicht strahlige Sphäre. *a* Totalansicht. *b* Querschnitt, Strahlen nur innerhalb der Sphäre. (Nach CALKINS '99).

Abgesehen von der theoretischen Verwertung des Archoplasmas als spezifischen Strahlenmaterials, wurde ihre morphologische Spezifizität und scharfe Sonderung vom übrigen Protoplasma von den späteren Nachuntersuchern desselben Objektes, KOSTANECKI und SIEDLECKI, v. ERLANGER u. A. in Abrede gestellt. Das Archoplasma ist nach letztgenannten Autoren nur ein vorübergehender Zustand eines Teiles des gesamten Zellplasmas, welcher durch das Fehlen größerer und kleinerer Dotterplättchen und sonstiger körperlicher Einschlüsse, durch seine Kompaktheit vom übrigen Protoplasma unterschieden ist und jedesmal durch Beimengung der erwähnten Elemente sich in das letztere umwandeln kann und vice versa: daß jedoch eine spezifische Substanz, welche ihre Individualität überall und in beliebiger Verteilung im Zelleibe aufrechthalten soll, auch in den Ascariseiern nicht existiert, wird von den genannten Autoren unter Anführung zahlreicher, zum Teil schwerwiegender Gründe in Abrede gestellt, obwohl eine Schwäche ihrer Argumentation sowohl in der vorgefaßten Meinung über die Struktur der Strahlen und des Zellplasmas, als namentlich durch die durchaus nicht immer annehmbare vergleichende Methode zu liegen scheint; wenn in der Tat v. KOSTANECKI auf die Vorgänge in den Eiern der Physa fontinalis als auf ein Beispiel des Vortäuschens von „archoplasmaähnlichen" Anhäufungen durch Auftreten großer Protoplasmamassen hinweist, so ist ja darin kein Beweis für die Ascariseier gelegen. Die objektive Entscheidung, ob in dem klassischen Objekte, der Ascaris, tatsächlich spezifische Anhäufungen eines strahlenbildenden

[1]) Von mir gesperrt.

Plasmas vorhanden sind, oder nicht, bleibt somit vorläufig noch aus. Der Kern der BOVERI'schen Lehre läßt sich jedoch dadurch durchaus nicht entkräften, da ja noch zahlreiche andere Objekte mit noch viel schärferen umschriebenen Anhäufungen angeführt werden können. Der Kernpunkt und das Interesse an einer eminent „stofflichen" Lehre, wie die des BOVERI'schen Archoplasma, wird stets in dem Nachweise liegen müssen, daß wenigstens in einem Falle, ein amorphes Material durch richtende Einflüsse des Centrosomas, aus sich echte fibrilläre Bildungen gewissermaßen herauskrystallisieren läßt.

Wenn diese Bildungsweise der strahligen Figuren für andere Objekte sich als nichtzutreffend ergeben sollte, so ist ja dadurch die Beweiskraft einer feststehenden Tatsache nicht gehoben, die Verallgemeinerung jedoch, wenn überhaupt denkbar, in einem neuen Gesichtspunkte gelegen.

Weitere Stützen oder Beispiele von Archoplasma sind vor allem die zahlreichen Fälle der sog. Sphären in den ruhenden Gewebszellen und besonders den Samenzellen und jungen Ovocyten und die von ISCHIKAWA und CALKINS geschilderten, scharf begrenzten Sphären bei Noctiluca. Die eigentümlichen Gebilde der letzteren sind besonders lehrreich. Die Konturen der Sphären in allen Phasen der Karyokinese sind völlig scharf und abgerundet; es besteht gar kein Uebergang zwischen der fein granulierten Sphärensubstanz und dem grob retikulierten Protoplasma. Wenn man sogar geneigt wäre, das Aussehen des letzteren auf tropfige Einschlüsse eines ursprünglich homogenen Plasmas, welches etwa der Sphärensubstanz ähnlich wäre, zurückzuführen, so muß ja jedenfalls ein in der Struktur der Sphäre gelegener Grund das Eindringen oder das Entstehen solcher Einschlüsse in derselben verhindern. Die achromatische Figur entsteht nun bei Noctiluca in ihrer Totalität aus der Sphäre und zwar, was besonders interessant ist, im Innern derselben, ganz unbestreitbar aus deren Substanz (Fig. 178).

Die Deutung der sog. Sphären der Geschlechts- und somatischen Zellen ist viel weniger sicher und wird wohl kaum ohne Zwang unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt erfolgen können. Das älteste Objekt der Untersuchung spezieller Substanzanhäufungen im Plasma waren die Samenzellen, die ältere Bezeichnung derselben — Nebenkerne (NUSSBAUM, LA VALETTE ST. GEORGE u. A.). Eine tiefere Bedeutung haben die Gebilde erst erlangt, nachdem man innerhalb derselben die bei der Mitose tätigen Centralkörper entdeckt hatte (CALKINS-ERLANGER (Regenwurm), MEVES (Salamander und Meerschwein) usw.).

Der Nebenkern, oder nach MEVES' Nomenklatur — das Idiozom — läßt sich in fast allen Fällen von den Spindelresten der vorangegangenen Teilungen ableiten, was uns jedoch zu keinem näheren Schlusse über seine weiteren Schicksale berechtigt (Fig. 174). In den meisten Fällen findet die Idiozomsubstanz keine Verwendung bei der Bildung der achromatischen Figur; bald treten die Centralkörper aus derselben heraus (Spermatiden von Meerschweichen — MEVES) und die Idiozomhülle degeneriert allmählich, oder aber sie wird beim Auseinanderrücken der Centralkörper und die daraus entstehende Centralspindel gewissermaßen gesprengt und zerfällt in einzelne Brocken, die schließlich zum Teil im Plasma der Spermatogonien verschwinden. Die Idiozome könnten nach dem Geschilderten somit kaum den Anspruch erheben, mit dem Archoplasma oder Attraktionssphäre verglichen zu werden, wie es auch von MEVES u. A. hervorgehoben wurde.

Auch die Dotterkerne der Ovogonien, Ovocyten, deren Homo-

logisierung mit den Nebenkernen oder gar mit Centrosomen schon älteren Datums ist, haben sich nach den Befunden von GURWITSCH und LONDON (Meerschweinchen) und dann WINIWARTER (Kaninchen) auch tatsächlich als solche erwiesen. Im Gegensatze zu den vieldeutigen Verhältnissen in den Spermatogonien, steht die Betätigung der Dotterkerne der Ovogonien zur Bildung der achromatischen Figuren der Vermehrungsperiode außer jedem Zweifel (GURWITSCH). (Fig. 179).

Mit dem Namen „Sphären" wurden schließlich die verschiedenartigsten Befunde von Centrosomenhüllen in mehreren somatischen Zellenarten belegt, ohne daß man freilich Gelegenheit hätte, ihre Beteiligung an den Mitosen festzustellen. So haben z.B. K. W. ZIMMERMANN und SOLGER u. A., Archoplasma in den Pigmentzellen der Fische, Sphären in der Hypophysis und Nebennieren des Menschen beschrieben, ebenso in den Knorpelzellen des Sesambeines des Frosches u. m. a. Von besonderem Interesse sind die riesigen Sphären in den Markzellen der Nebennieren des Igels, wie sie neuerdings von HOLMGREN und FELICINE, vom ersteren freilich in weniger zutreffender Weise geschildert wurden; nach FELICINE's Schilderung, überwiegen die Sphären an Größe um ein Bedeutendes den Zellkern und sind von dem übrigen Zellplasma durch ein deutliches Körnerstratum geschieden. Das schönste Beispiel echter Sphären, deren Beteiligung an der Bildung der mitotischen Figur Schritt für Schritt verfolgt werden kann, wurde in eingehender Weise von BALLOWITZ im Salpenepithel beschrieben; die scharfe Sonderung der Sphärensubstanz vom

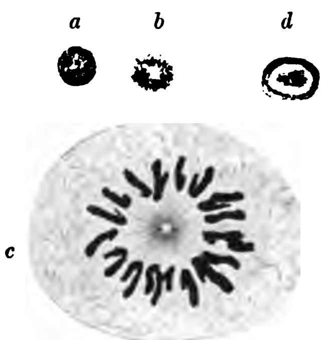


Fig. 179. Idiozomen in den Ovogonien (*a*—*c*) und Ovocyt (*d*) des Meerschweinchens.
a Ruhestadium.
b Prophase der Mitose: Auftreten einer kleinen Centralspindelanlage; die Konturen des Idiozoms werden zackig und verwaschen.
c Zerfließen des Idiozoms und Entstehung der Strahlung.
(Nach GURWITSCH '901.)

übrigen Plasma wird durch die eigentümliche Lage des ersteren in einer tiefen Bucht des Kernes gegeben; daß es sich um eine tatsächliche Anlage der achromatischen Figur handelt, darf wohl als bewiesen gelten.

Trotz der scharfen Absonderung der Sphäre von dem Zellplasma, glaubt jedoch BALLOWITZ einen kontinuierlichen Zusammenhang der Sphärenstrahlen mit den Cytoplasmafäden annehmen zu müssen. Hinsichtlich der Struktur und der Beziehungen der Sphäre zum Protoplasma stimmt BALLOWITZ mit den Autoren überein, welche die Sphäre als einen modifizierten Bestandteil des Protoplasmas auffassen. Ihre differenzierte Beschaffenheit sowie ihre deutliche Abgrenzung rechtfertigen für die Sphäre des Salpenepithels auch die ursprüngliche VAN BENEDEN'sche Bezeichnung derselben als eines permanenten, während der Zellenruhe persistierenden Organes. Eine Verwertung seines Befundes

zu Gunsten des Boveri'schen Archoplasmabegriffes wurde, allerdings von Ballowitz selbst nicht versucht.

Ganz besonders scharf umschriebene große Sphären sind von Ballowitz auch am Descemet'schen Epithel verschiedener Wirbeltiere geschildert worden. Eine weitere interessante, in ihrem Wesen noch nicht aufgeklärte Eigentümlichkeit derselben bildet ein, die Sphäre umgebendes, korbartiges Geflecht, welches in auffallender Weise an das Apparato endocellolare der Ganglien-, Drüsen- und Knorpelzellen erinnert (vgl. S. 118 ff.) und von Ballowitz mit dem Namen „Centroformium" (Centralkorb) belegt wurde.[1])

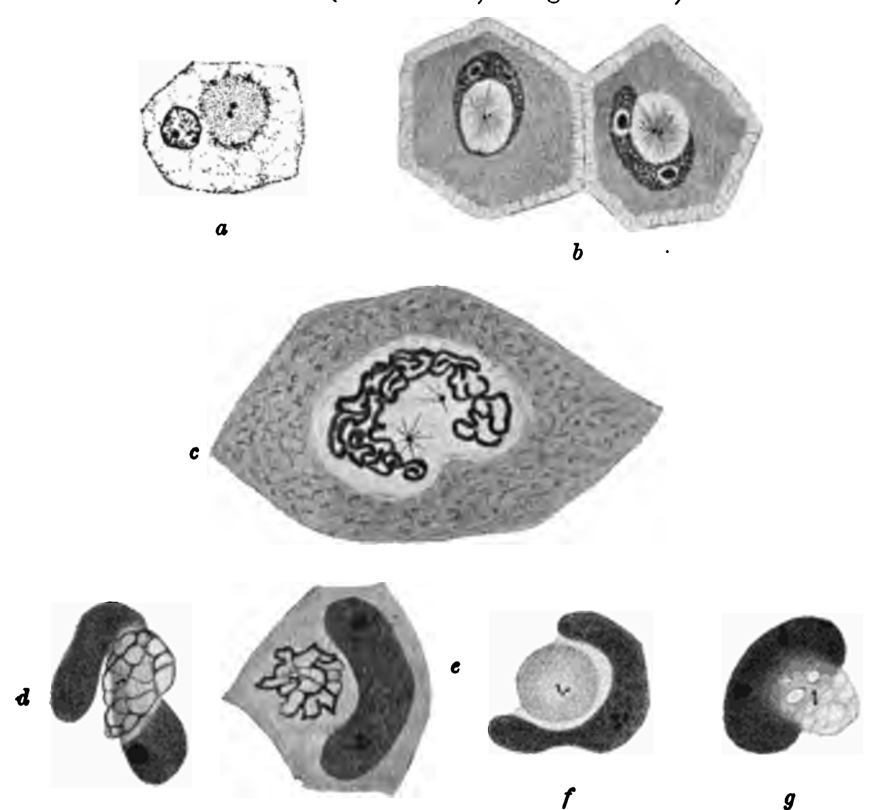


Fig. 180. Verschiedene Formen von Sphären in den Gewebszellen. *a* Zelle aus dem Mark der Nebenniere des Igels (nach L. Felicine '903). *b*, *c* Salpenepithel. (*b* Ruhestadium, *c* Prophasen der Mitose.) *d*—*g* Descemet'sches Epithel (nach Ballowitz '98 und '900).

Wir sehen aus der Uebersicht der vorliegenden Tatsachen, daß Boveri's Begriff des Archoplasmas keine unbedeutenden, obwohl nicht unbedingt zwingenden tatsächlichen Belege aufzuweisen hat. Es bleibt allerdings für manche Fälle der Beweis für die tatsächliche Beteiligung der Sphärensubstanz bei der Strahlenbildung, geschweige denn für ihre Spezifizität noch aus. Es muß aber andererseits erwogen werden, daß auch in den kritischen Angriffen gegen das Archoplasma sich eine gewisse Inkonsequenz geltend

[1]) Ein korbartiges Geflecht um die Sphäre wurde zuerst von K. W. Zimmermann als Centralstab in den Pigmentzellen der Knochenfische beschrieben.

macht: wenn z. B. BALLOWITZ von einem modifizierten Plasma seiner Sphäre spricht und ihr trotzdem jede Spezifizität abspricht, so könnte es den Anschein erwecken, als ob die Modifizierung oder der Uebergang der einen Art in die andere ein periodisch wiederkehrender ontogenetischer Vorgang sei, was ja durchaus den Tatsachen widerspricht. Dieselben Bedenken werden auch durch die Argumentation von KOSTANECKI, SEDLIECKI u. A. wachgerufen, welche von einer Säuberung eines Plasmateritoriums von deutoplasmatischen Einschlüssen als von einem ontogenetischen Geschehen sprechen, obwohl ein solches in den cyklisch wiederkehrenden Prozessen der Ascaris gar nicht der Fall ist. Diese Vorstellungen gewinnen, und zwar ganz unbewußt, einen stark phylogenetischen Anstrich, können sogar einen nur phylogenetischen Sinn haben, so daß mit ihnen streng genommen, in Bezug auf die vorliegenden Fragen gar nicht operiert werden darf. Es bleibt ja als eine unbestrittene Tatsache fest, daß, in den zwei angeführten Beispielen, dem Ascarisei und dem Salpenepithel, in allen Zeitpunkten des Zellebens und namentlich der Karyokinese, ein bestimmter Abschnitt des Zellplasmas seine Eigentümlichkeit bewahrt und seine Herkunft aus der entsprechenden Substanz der Mutterzelle nachweisbar ist, es ist somit eine wenigstens funktionelle Sonderung eines Archoplasmas in diesen Fällen durchaus berechtigt. Inwieweit jedoch der Begriff verallgemeinerungsfähig ist und ob auch seine weitere Fassung, sei es als STRASBURGER's Kinoplasma, sei es als PRÉNANT's Protoplasma superieur zulässig erscheint, ist eine andere, von der ersten unabhängige Frage.

Die Feuerprobe seiner Berechtigung dürfte der Begriff des Archoplasmas erst durch die Untersuchung der Entstehung der strahligen Produkte erhalten. Es liegen uns auf diesem Gebiete zahlreiche wichtige Aufschlüsse sowohl seitens BOVERI und seiner Schüler, wie auch anderer Forscher vor. Es darf wohl als bewiesene Tatsache gelten, daß in vielen Zellarten die Strahlungen der karyokinetischen Spindel tatsächlich nur aus einem nicht fadig geformten Material entstehen. Diese Entstehung der Strahlen, mag man sie mit BOVERI als eine Art Krystallisierung, oder wie WILSON anzunehmen scheint, als eine dichte Angliederung feinster Mikrosomen auffassen oder sich einer weniger bindenden allgemeineren Vorstellung von MEVES angliedern, setzt selbstverständlich ein gewisses plasmatisches Material voraus. Die Frage nach der Existenz des Archoplasmas müßte sich demnach in der Richtung zuspitzen, ob dieses Material tatsächlich aus allen Teilen des Zellplasmas hergenommen werden kann, oder ob ein räumlich abgesondertes Quantum zu diesem Zwecke ausersehen ist? Die postulierten, im gegebenen Falle spezifischen Eigenschaften, wären demnach die Fähigkeit einer bestimmten Differenzierung oder Orientierung der Einzelteile in langen Reihen unter dem richtenden Einfluß (des Centrosoma?), und das Vermögen, diese Orientierungen u. U. zu individualisierten zylindrischen Fäden gewissermaßen erstarren, d. h. stabil werden zu lassen.

Trotz der wiederholten und so beweisenden Darlegungen von BERTHOLD und BÜTSCHLI, welche sich auf die physikalischen Gesetze des Gleichgewichtes der Flüssigkeiten (PLATEAU) stützen, hat die Erkenntnis noch immer nicht Bahn gebrochen, daß eine Konfiguration, wie wir sie in einem Plasmastrahl treffen, eine ziemlich weitgehende Festigkeit des Aggregatzustandes voraussetzt, welche die betreffenden Fäden aus den flüssigtropfbaren Körpern ausschließt und sie dem Begriffe eines plastischen Gebildes unterordnet. BÜTSCHLI und seine Schule haben freilich diese

Erkenntnis im Sinne der Unmöglichkeit faseriger Gebilde im Protoplasma verwertet, da ja dasselbe, wie sie bewiesen zu haben glauben, alle Eigenschaften einer Flüssigkeit besitzt. Wie aber bereits im Kap. I hervorgehoben wurde, liegt keine Schwierigkeit oder theoretisches Bedenken in der Vorstellung, daß plastische, nicht flüssige Gebilde, wie eben die Polstrahlen es sein müssen, in die Wabenwände des BÜTSCHLI'schen Schaumwerkes eingelagert oder darin suspendiert sind; solange, als man der unzulässigen Annahme aus dem Wege geht, daß diese Plasmafäden mit ihren beiden Enden an fixe Punkte befestigt sind (wie es z. B. seitens HEIDENHAIN'S und KOSTANECKI'S geschieht) kommt man in keinerlei Widerspruch mit den in der Tat so beweisenden Gründen für die flüssige Natur eines nicht differenzierten Protoplasmas (vgl. auch FLEMMING). Wenn wir somit eine Neubildung von Strahlen innerhalb eines solchen wahrnehmen, muß es sich unbedingt um eine Konsolidierung, eine Art vitale Gerinnung bestimmter Plasmaportionen handeln (A. FISCHER). Diese vitale Gerinnbarkeit oder Verdichtbarkeit [1]) darf jedoch mit Recht als eine, nur bestimmten Plasmateilen zukommende Eigenschaft betrachtet werden, da ja sonst die weiter unten mitzuteilenden Tatsachen (WILSON, STRASBURGER und seine Schule) gar nicht denkbar wären. Die letzte Eigenschaft in Verbindung mit den zwei vorhin erwähnten, genügt wohl vollauf, um einen Plasmabestandteil, sei er unter dem Namen des Archoplasma oder des Kinoplasma, zu chärakterisieren und an die Persistenz eines solchen im Zelleib auch unter völliger optischer Vermengung mit den anderen Plasmabestandteilen fest zu halten.

Eine eingehende Analyse der vorliegenden Prozesse dürfte uns vielleicht eine sichere Antwort auf diese Fragen erteilen. Es ist aber schon vorher zu erwägen, daß das Ermittelte nie einen allgemeinen Wert beanspruchen durfte, da neben diesen „Krystallisationsstruk-

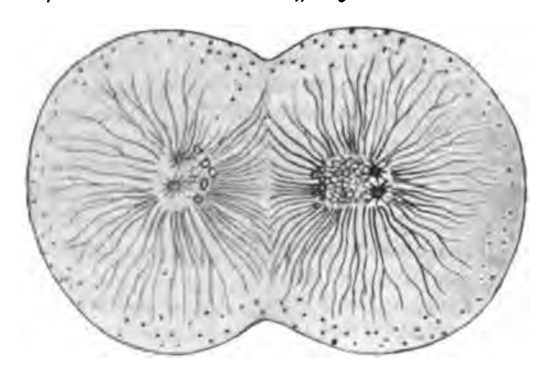


Fig. 181. Furchung des Eies von Cerebratulus. Die Strahlen der Muttersphären haben sich aufgelöst, Tochterstrahlungen sind in Entstehung begriffen.

turen“ wie wir sie provisorisch nennen wollen, das Bestehen ganz anderer Bildungsmodi gar nicht angezweifelt werden kann.

Als ein Hauptbeweis für die Entstehungsmöglichkeit der Strahlen de novo werden in übereinstimmender Weise von BOVERI und WILSON die Angaben von COE (Cerebrabratulusei), GRIFFIN (Thalassemaei) und MAC FARLAND (Dialula) angeführt.[2]) Innerhalb

[1]) Ganz ähnliche Gerinnungsvorgänge sind als bewiesene Tatsache bei der Bildung der Axenfäden der Filopodien zu betrachten (s. o. Kap. II, vgl. BRANDT, BÜTSCHLI, SCHAUDINN, RHUMBLER u. A.).

[2]) Es müssen jedoch auch die älteren Angaben von HENNEGUY am Forellenei berücksichtigt werden.

des noch bestehenden Mutterasters entsteht durch Zweiteilung und Auseinanderweichen des Centrosomas eine neue Centralspindel, die sich alsbald mit neuen Polstrahlungen umgibt. Hand in Hand mit dem Wachstum der letzteren, schmelzen oder schwinden die centralen Enden des Muttersternes.

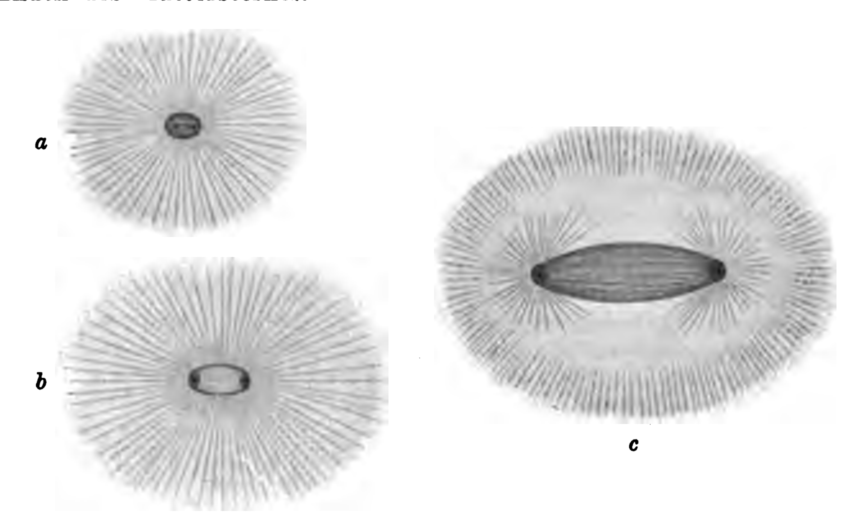


Fig. 182. Spindelbildung bei der Richtungsteilung der Dialula.
a, b Entstehung der Centralspindel aus der Substanz des Centrosomas.
c Einschmelzen der alten Strahlung und dicentrische Neubildung einer zweiten Strahlengeneration. (Nach M. Farland und Boveri '901.)

Das überzeugendste Bild der Entstehung der Polstrahlen in einem jeder fadigen Struktur baaren Medium wurde wohl durch die Befunde an der Noctiluca und von Wilson durch seine Untersuchungen am Ei von Toxopneustes lividus geliefert; das Protoplasma der Eier hat einen durchgehend feinalveolären Bau, wobei die Alveolenwände eine Zusammenfügung aus kleinsten Mikrosomen auch intra vitam erkennen lassen. Die einzelnen Strahlen des Spermasters lassen ihre tatsächlich fibrilläre Beschaffenheit in ganz unbestreitbarer Weise erkennen (Fig. 183).

Sowohl punktförmige Querschnittsbilder der Strahlen, wie ihre deutlichen, scharfen, glatten Konturen, welche mit denjenigen der Wabenwand nicht zusammenfallen, lassen keinen Zweifel darüber aufkommen und muß für dieses Objekt die unten aufzuführende Ansicht von Bütschli, Eismond, Erlanger u. A. als widerlegt betrachtet werden. Es ist nun keine andere Vorstellung über die Bildungsweise der Strahlen denkbar, als ihre Entstehung aus angereihten Granula oder Mikrosomen, welche durch eine kontinuierliche Zwischensubstanz zusammengehalten werden — in dieser Hinsicht stimmen somit Wilson's Beobachtungen in vollem Maße mit den Beschreibungen von v. Beneden und Boveri in Bezug auf das Ascarisei.[1])

[1]) Wilson bemerkt allerdings, daß die gröberen Mikrosomen der anderen Seeigeleier (z. B. Ophiura) nur als mehr accidentelle Einschlüsse der aus kontinuierlicher Grundsubstanz bestehenden Strahlen erscheinen.

Die Beobachtungen von WILSON geben, nach des Autors Ansicht, keinen Grund und Veranlassung, die mikrosomalen Bildungsströme der Strahlen als eine spezifische Archoplasma- oder Kinoplasmasubstanz aufzufassen, aber eigentlich nur insofern, als eine Verteilung dieser Mikrosomen in allen Teilen des Eiplasma, in jeder Wabenwand anzunehmen ist, eine topographische Sonderung der spezifischen Substanz somit ausgeschlossen werden kann; daß jedoch, andererseits ein, innerhalb einer Wabenwand herausdifferenzierender Strahl nicht die gesamte Dicke derselben einnimmt, daß, mit anderen Worten, nicht die ganze Wabenwand zu einem Strahl erstarrt, daß die letzteren eben nicht lamellöse Septa, sondern feine Fäden sind, läßt ja logischer Weise keinen anderen Schluß zu, als das Vorhandensein verschiedener Substanzen oder verschiedener Mikrosomen innerhalb der Wabenwände. Es ist somit gar nicht einzusehen, wie man die Vorstellung umgehen könnte, daß nur spezielle spezifische Teilchen des Plasmas als Strahlenbildner funktionieren können; ihre Bezeichnung als Archoplasma oder Kinoplasma wäre nun ganz berechtigt, um so mehr als ihre Gesamtmasse einen nur ganz minimalen Bruchteil des ganzen Plasmas ausmachen dürfte: ist ja sonst gar nicht einzusehen, warum nicht jedes Wabenseptum des Alveolenwerkes, sondern nur eine kleine Zahl derselben aus sich echte Strahlen herausdifferenzieren läßt (vgl. Fig. 183).

BOVERI hat neuerdings eine erneuerte Schilderung der Strahlenbildung seines klassischen Ausgangsobjektes, des Ascariseies gegeben: „die neuen Stadien bilden sich, durch Neugruppierung der Körnchen oder Knötchen zu radial auf die neuen Centren eingestellten Linien, die anfangs sehr spärlich, kurz und undeutlich sind, um sich mit der weiteren Entfernung der Centrosomen mehr und mehr auszuprägen". Ein Vergleich der von WILSON und BOVERI geschilderten Bildungsmodi wird uns bei aller prinzipiellen Uebereinstimmung auch einen wichtigen Unterschied ergeben, indem im Ascarisei, wie übrigens in ungezählten anderen Fällen sämtliche, als geformt anzusehende Elemente (Mikrosomen oder Körner des Archoplasmas) in Strahlen aufgehen, was wie wir oben bereits gesehen hatten, für das Seeigelei durchaus nicht zutrifft. Denkt man sich jedoch das „Strahlenmaterial", welches im ersten Falle gewissermaßen in „reiner" Form vorliegt, in kleinen Mengen über das ganze Ei verteilt, so heben sich die Gegensätze auf.

Wenn somit die theoretische Möglichkeit echter Strahlen, d. h. zylindrischer Fäden und ihre Verträglichkeit mit dem flüssigen Zustande des umgebenden Protoplasmas zuzugeben ist, so bleibt es noch immer zweifelhaft, ob die, in den fixierten Präparaten uns entgegentretenden Gebilde tatsächlich in dieser Schärfe präexistieren? Die letzte, sehr sorgfältige Nachprüfung der Verhältnisse am lebenden Seeigelei mit den besten optischen Mitteln, führte WILSON zur Ueberzeugung, daß die in Fig. 183 abgebildeten fadigen Strahlen den lebenden Zustand nicht ganz naturgetreu wiedergeben, daß dieselben vielmehr nur der Ausdruck feinster Plasmaströme sind. Zur gleichen Auffassung gelanden neuerdings auch WEYDOWSKY und MRAČEK, welche mit sehr schwerwiegenden Gründen für die Auffassung der Spermastrahlungen als feiner centripetaler Plasmaströme eintreten. Diese Konstatierungen und Annahmen, die sich zum Teil den älteren Anschauungen BÜTSCHLI's anschließen, eröffnen uns neue Gesichtspunkte zur physikalischen Beurteilung der strahligen Gebilde der Karyokinese. Das, was als statischer Gleichgewichtszustand einer Flüssigkeit, eine sehr lange und dünne Flüssigkeitssäule — unmöglich erscheint, ist als dynamischer Zustand — ein Flüssigkeitsstrom — sehr wohl denkbar. Die

Fixierungsbilder, welche nur zylindrische, durch ihre Beschaffenheit von dem benachbarten Plasma abweichende Gebilde ergeben, liefern uns trotzdem ganz eindeutige Resultate in Bezug auf die Spezifizität der betreffenden Gebilde, wenn sie auch die daran geknüpften Vorstellungen über ihre mechanischen Funktionen vom Grund aus umgestalten müssen.

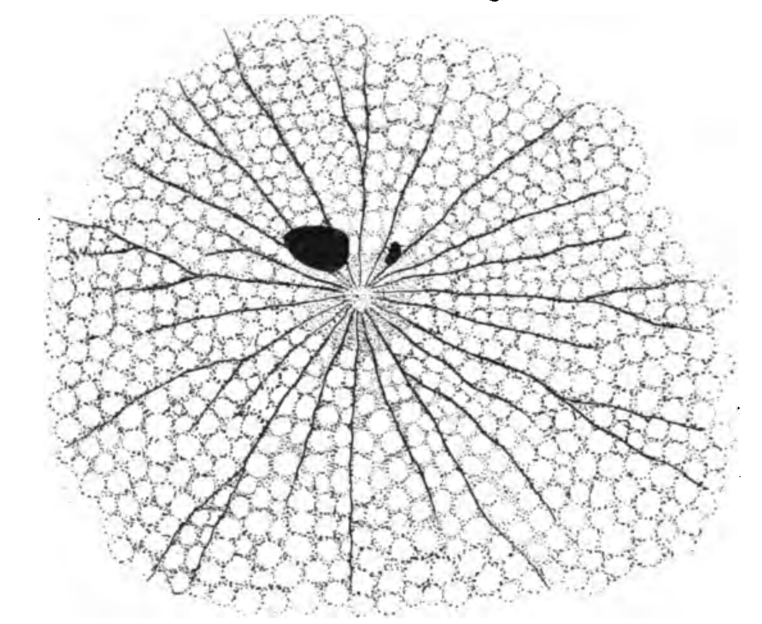


Fig. 183.



Fig. 184.

Fig. 183. Schnitt durch ein Seeigelei (Toxopneustes).
$1^1/_2$ Minuten nach Eindringen des Spermiums: Alveoli, Mikrosomen, Spermakern, Mittelstück und Aster ($^{2000}/_1$). (Nach E. WILSON '99.)

Fig. 184. Rekonstruktion des Idiozoms um die Centralkörper der Mitose (Spermatocyt des Salamanders). (Nach MEVES '97.)

Zur Aufklärung der genetischen Beziehungen der Plasmastrahlungen zu einer relativ ungeformten Muttersubstanz, dürften vor allem die Stadien und Zustände der Rückbildung der ersteren bedeutend beitragen. Wenn auch die Details der Auflösung des einzelnen Strahles noch nicht genügend gewürdigt werden, so sind recht viele Tatsachen in Bezug auf die Rückbildung der achromatischen Figur als Ganzes bekannt geworden. Seit der schon älteren Angabe von LA-VALETTE ST. GEORGE haben zahlreiche Forscher an verschiedensten Objekten die Entstehung des Nebenkernes der Spermatiden aus den

Residuen der Centralspindel in genauer Weise nachweisen können. Die faserige Struktur derselben wird allmählich ganz verwaschen und durch Verklumpung derselben entsteht ein ganz homogen aussehender, unregelmäßig gestalteter oder rundlicher Körper (Fig. 184). Die weiteren Schicksale dieser „Nebenkerne“ oder „Idiozomen“ wurden S. 272 geschildert.

Ein interessantes Objekt, welches noch manche weitere Aufklärung über die Entstehungsweise der Polstrahlen verspricht, bilden die Eier verschiedener Planarien, welche schon vielfach zu Objekten eingehender Untersuchung gewählt wurden. FRANCOTTE (verschiedene Polycladen), v. D. STRICHT u. SCHOCKAERT (Thyzanozoon), GERARD und KLINKOWSTRÖM (Prosthecereus vittatus). Der Umstand, daß die Centrosomen dieser Objekte nukleärer Herkunft sind und erst behufs Bildung der achromatischen Figur den Kern verlassen, läßt das Studium des ersten Auftretens der letzteren als ein ganz besonders günstiges erscheinen.

Es scheint jedoch, als ob die bis jetzt ermittelten Resultate in Bezug auf unsere Frage, durch manche vorgefaßte Ansicht über Bau des Protoplasmas noch weit entfernt sind, uns eine wirkliche Einsicht in die Vorgänge zu gewähren. Es ist beinahe a priori anzunehmen, daß die großen Dotterelemente, welche das gesamte Ei der Planarien ausfüllen in ein mehr oder weniger zähes und höchst wahrscheinlich gerinnbares, d. h. eiweißhaltiges Medium eingebettet sind; wenn man daher in den fixierten Objekten zwischen den Dotterplättchen entweder gar keinen Inhalt oder nur ganz spärliche plasmatische Fäden antrifft, so kann es sich ja unmöglich um ein naturgetreues Bild handeln, es müssen somit entsprechende Korrekturen auch in die Verwertung desselben hineingetragen werden. Es werden sich somit sehr berechtigte Zweifel an der vitalen Existenz der dicken, zwischen den Dotterplättchen ver-

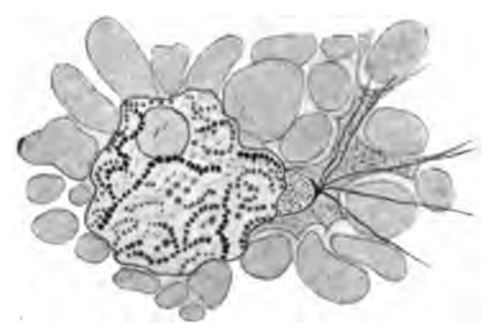


Fig. 185. Auftreten der Strahlung im Ovocyt des Thysanozoon. (Nach SCHOCKAERT '901.)

laufenden Plasmafäden ergeben, ihre Entstehung als Gerinnungsprodukte der Fixation sind gar nicht von der Hand zu weisen.

Wenn wir somit von diesen Gebilden absehen, so suchen wir vergebens in den Abbildungen der jungen Stadien nach einen „reseau protoplasmatique“ oder „trabecules cytoplasmiques“ (GÉRARD und SCHOCKAERT, v. D. STRICHT). Wir treffen vielmehr relativ spärliche, zwischen den Dotterkugeln unregelmäßig gelagerte Plasmamassen, in welchen mit größter Schärfe und ohne jede Zwischenstadien feine, fadenförmige, im Beginn sehr spärliche, dann immer zahlreichere Strahlen zur Ausbildung kommen; wenn man somit eine abweichende Interpretation fremder Befunde wagen dürfte, so glauben wir, speziell den hier obwaltenden Bildungsmodus der Strahlen auf eine Art von Herauskrystallisierung des vorliegenden amorphen Materials zurückführen zu dürfen.

Die interessantesten Belegstücke für die Lehre von einem speziellen, strahlenbildenden Plasma werden uns durch die pflanzlichen Objekte, namentlich mitotische Figuren höherer Pflanzen geliefert, wie sie durch die schönen Untersuchungen von STRASSBURGER und

seiner Schule, dann BELAJEFF, FARMER u. A. in ausführlicher Weise geschildert wurden. Das Cytoplasma der Geschlechtszellen verschiedener Angio- und Gymnospermen ist im Ruhestadium deutlich und durchgehend wabig oder schaumig gebaut. In dem Stadium der Karyokinese treten dagegen deutlich faserige Gebilde auf, die sich schließlich zu einer achromatischen Spindel anordnen. Der Rest des Cytoplasmas zeigt in der Regel auch in der Mitose den früheren schaumigen Bau; letzteres wird von STRASSBURGER und seinen Schülern

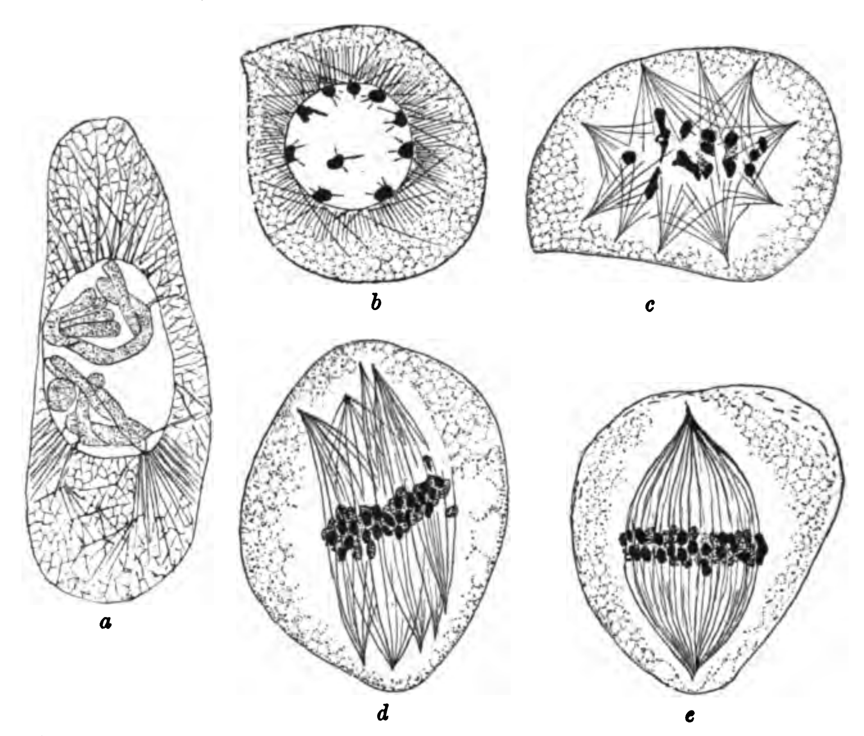


Fig. 186. **Mitose in Sporenmutterzellen von Lilium (*a*) (nach MOTTIER '97) und Equisetum (*b*—*e* nach OSTERHOUT '97).**
***a* und *b* Auftreten einzelner Kinoplasmafäden im wabigen Trophoplasma.**
***c* Multipolare Spindel, welche allmählich (*d*, *e*) in eine regelmäßige bipolare (*e*) umgewandelt wird. — Keine Centrosomen.**

als tätiges Trophoplasma, ersteres als tätiges Kinoplasma unterschieden. STRASSBURGER legt einen besonderen Nachdruck auf ihren tätigen Zustand, weil sie im untätigen Zustande ihre charakteristische Struktur einbüßen können. Im besonderen gilt das für das Kinoplasma. Meist läßt sich dasselbe innerhalb der pflanzlichen Zellen im untätigen Zustande gar nicht mehr vom Trophoplasma unterscheiden und das ganze Cytoplasma sieht gleichmäßig wabig. In welcher Weise das Kinoplasma alsdann innerhalb der Wabenwände verteilt ist, läßt sicht nicht entscheiden. STRASSBURGER, OSTERHOUT, MOTTIER u. A. sprechen sich allerdings mit einer gewissen Reserve über die Spezifizität der beiden Plasmaarten aus, da ja ein Uebergang beider Bestandteile des Cytoplasmas ineinander durchaus nicht ausgeschlossen erscheint. Einige indirekte, allerdings ziemlich schwer-

wiegende Beweise zu Gunsten der Spezifizität des Kinoplasmas wurden von STRASSBURGER in den Begleitumständen der mitotischen Vorgänge erblickt. Es ist vor allem die höchstwahrscheinliche Beteiligung des Nucleolus an der Entwicklung der Spindel, indem die Auflösung der Kernkörperchen mit der Spindelbildung im Kern Hand in Hand geht. Auch finden sich Nukleolarreste im Zelleibe stets in innigster Beziehung zum Kinoplasma. Es gehört auch hierher die wichtige Angabe von SWINGLE, welcher an Stypocaulon (Sphacelariacee) die

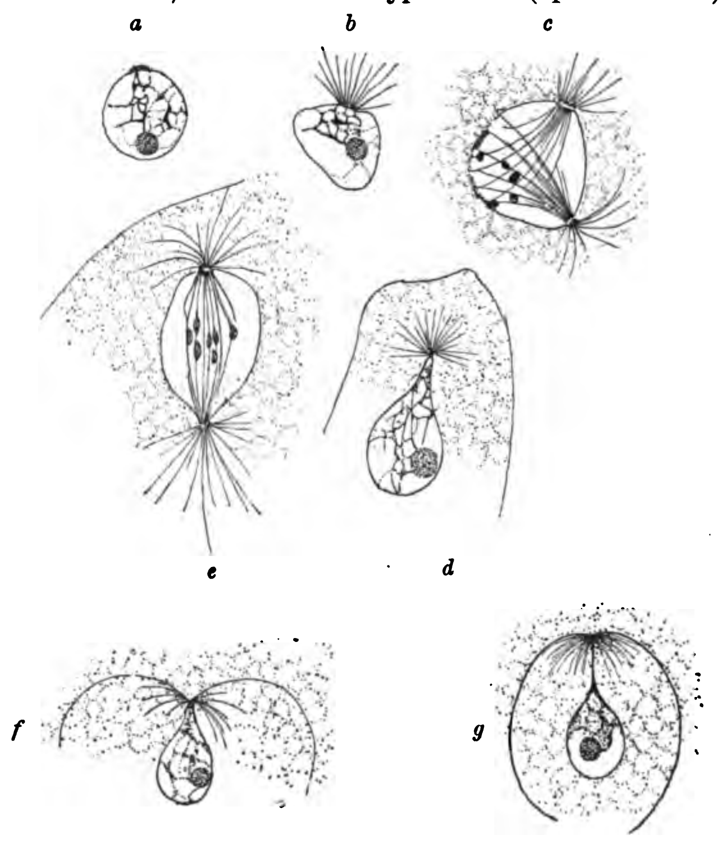


Fig. 187. Umwandlungen des Kinoplasmas bei der Sporenbildung der Peziza. (Nach HARPER '97.)

Persistenz des Kinoplasmas, welches aus zahlreichen, äußerst feinen, genau centrierten, divergierenden Fäden zusammengesetzt ist, auch während des ganzen Ruhestadiums des Kernes tand. Diese Tatsache bietet übrigens eine vollständige Analogie zur Persistenz des deutlich strahligen Baues der Sphären in den Furchungszellen der Amphibieneier (Triton und Axolotl — EISMOND, BRAUS) in weniger ausgesprochenem Grade auch in der Attraktionssphäre bei Ascaris (VAN BENEDEN). Der triftigste Beweis zu Gunsten der Spezifizität des Kinoplasmas wird von SRASSBURGER aus den interessanten Ermittelungen von HARPER über die Abgrenzungen der Sporen in den Schläuchen der Ascomyceten abgeleitet. Die Abgrenzung des Sporenplasmas gegen das um-

gebende Cytoplasma des Schlauches geschieht nach HARPER, namentlich bei Peziza, durch die nämliche Substanz, welche die Strahlungen an den sich teilenden Kernen bildet. „Der Sporenkern spitzt sich zu an der Stelle, wo die von dem letzten Teilungsschritt verbliebene Kinoplasmasphäre ihn berührt. Die zugespitzte Stelle zieht sich zu einem schnabelförmigen Fortsatz aus, der in der Kinoplasmasphäre mündet. Ist dies geschehen, so beginnen die Polstrahlen sich springbrunnenartig umzulegen, krümmen sich, treffen mit ihren Enden aufeinander und schließen schließlich einen ellipsoiden Raum ein" (Fig. 186).

Was die Einzelheiten der Entstehung der Strahlungen aus dem zunächst schaumig gebauten Cytoplasma der pflanzlichen Zellen betrifft, so geben darüber die Schilderungen von BELAJEFF, STRASBURGER, OSTERHOUT, MOTTIER's genügenden Aufschluß (Fig. 186).

Direkt an der Kernwand (Equisetum-OSTERHOUT) oder zunächst mehr zerstreut (Podophyllum pellatum-MOTTIER) differenziert sich im Cytoplasma, zur Zeit wo die Chromosomen sich sondern, eine Filzschicht, welche aus Fasern besteht, die zuerst unregelmäßig verlaufen, sich aber alsbald senkrecht zur Kernwand anordnen. Durch Vereinigung der nach außen gerichteten Fadenenden entstehen Fadenbüschel. Da unterdessen die Kernmembran schwindet (und der Nucleolus sich auflöst) gelangen die Fäden in die Kernhöhle und treten in Verbindung mit den Fasern des Liningerüstes. Durch allmähliche Verschmelzung und Neuordnung der Fadengruppen entsteht schließlich eine in der Regel zweipolige Spindel.[1])

Wenn man die Entstehungsmöglichkeit echter, fibrillärer Strahlen in einem nicht fibrillär gebauten Protoplasma als sicher stehend annimmt, so entseht vor allem die Frage, welcher Art die Einwirkung des Centrosomas auf das Cytoplasma behufs Erzeugung der Strahlung sein müßte?

Indem wir auf die Besprechung der Entstehung echter karyokinetischer Strahlungen auf das weitere verweisen, sei hier die wichtige Tatsache hervorgehoben, daß die Strahlenerzeugung im Protoplasma durchaus nicht immer auf die Anwesenheit eines speziellen centrosomaähnlichen Organes hinweist. Es sind vor allem die zuweilen recht ausgiebigen Strahlungen um die Kerne (Fig. 186), namentlich die Keimbläschen hervorzuheben; in zweiter Linie kommen pathologische Strahlungen in unbefruchteten Eiern (Seeigel) zustande, deren Zurückführung auf echte Centrosomen sehr problematisch erscheint (vgl. Fig. 195 S. 293). Es wurde bereits von WATASÉ die Möglichkeit hervorgehoben, daß indifferente im Plasma zerstreute Mikrosomen u. U. Strahlungen, ähnlich den echten Centrosomen zu erzeugen vermögen. Es ist auch daher sehr fraglich, ob die von MEVES, EISEN u. A. beschriebenen Strahlungen in den Spermatocyten der Amphibien echten Centrosomen ihren Ursprung verdanken (Fig. 188).

Das frappanteste Beispiel einer schönen, durch einen Fremdkörper erzeugten vitalen Strahlung bietet die merkwürdige Beobachtung von WEELER an den Eiern von Myzostoma glabrum, welche vielfach von einer Amöbe angebohrt werden; das anbohrende Pseudopodium erzeugt einen relativ weiten, regelmäßigen Kanal im Cytoplasma, welcher von einer prächtigen Strahlung umgeben wird. Ueber das Zustandekommen der letzteren liegen keine näheren Angaben von WEELER selbst vor und diesbezügliche Hypothesen hätten wohl, in Anbetracht der völlig unbekannten Natur der betreffenden Vorgänge keinen besonderen Wert. Es kann aber diese Tatsache als wichtiger Beweis dafür gelten, daß in der strahleneerzeugenden Eigenschaft allein ein richtiges Kriterium für das Centrosom nicht erblickt werden kann, und daß, wie BOVERI mit Recht betont, ein viel wichtigeres, geordnetes Geschehen als einem speziellen angeblich konstanten Zellorgan adäquat zuerkannt werden muß. Wir sehen aber auch gleichzeitig, daß Strahlungserscheinungen im

[1]) Der färberischen „Reaktion" des Kinoplasma — Violettfärbung im Gegensatz zur Gelbfärbung bei FLEMMING'schem Saffranin-Gentianaviolett-Orangeverfahren dürfte keine allzugroße Bedeutung beigemessen werden, da speziell diese Färbung, wie ihr Erfinder zugibt, sehr unsichere Resultate liefert (vgl. A. FISCHER).

Protoplasma nicht ohne weiteres als funktionell wichtige Bildungen, sondern zuweilen als Begleiterscheinungen ganz anderer, vielleicht diffusioneller Prozesse (wie sie wohl in den Beziehungen der Amöben zum Eie des Myzostoma sein dürften) auftreten (vgl. die Ansichten von Bütschli und Giardina Kap. IX C.).

Wenn man die so ungemein zahlreichen Beispiele der Entstehung deutlich individualisierter faseriger Strahlen in einem nachweisbar nicht faserigen Cytoplasma überblickt und die daraus abzuleitenden Vorstellungen von einem spezifischen „Strahlenbildner", einem Archoplasma oder Kinoplasma noch einmal erwägt, so drängt sich als erstes die Vorstellung auf, daß wir es hier mit einer prinzipiell

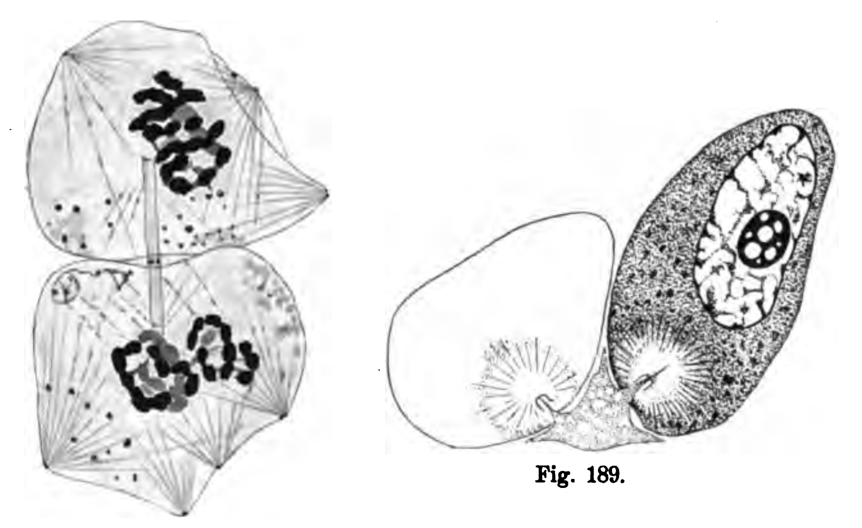


Fig. 189.

Fig. 188.

Fig. 188. Telophase des Spermatocyten von Batrachoceps; zahlreiche Strahlenbüschel gegen centralkörperähnliche Gebilde centriert. (Nach Eisen '901.)

Fig. 189. Zwei Eier von Myzostoma glabrum von einer Amöbe angestochen, ausgiebige Strahlung. (Nach Wheeler '97.)

notwendigen, durchgreifenden Eigentümlichkeit der Plasmastrahlungen zu tun haben, daß die dagegensprechenden Angaben auf Kunstprodukten oder falscher Deutung der beobachteten Tatsachen beruhen.

Daß die mitotischen Strahlungen tatsächlich stets rein faserige Bildungen sind, ist für eine größere Anzahl namhafter Forscher — Flemming, Carnoy, Meves, Heidenhain, Kostanecki, ein schier selbstverständliches Postulat — die Meinungsverschiedenheiten über die Herkunft dieser Fasern gehen freilich noch sehr weit auseinander.

Wenn man von der oben vertretenen „Archo- oder Kinoplasma-" lehre absieht, so kann man im allgemeinen einen mehr gemäßigten Lager, zu welchem Flemming, Meves, van Beneden, Carnoy u. m. A. gehören, welche ohne die etwaigen Details zu präjudizieren, von einer allmählich erfolgenden radiären Orientierung und Anordnung des im Cytoplasma stets vorhandenen, nicht bestimmt orientierten Reticulums sprechen, den Vertretern der starr-dogmatischen Lehre von präexistierenden organischen Radien (Rabl, Heidenhain, Kostanecki und Wierziecki und Siedlecki) gegenüberstellen. Da die

erste Richtung ihrem mehr allgemeinen und weniger präzisen Charakter gemäß, mannigfache Anknüpfungspunkte an die zuletzt zu schildernde, nicht fibrilläre Anschauung gestattet, so werden wir auf dieselbe im weiteren eingehen. Die scharf umschriebene Lehre der drei Hauptvertreter derselben — HEIDENHAIN, RABL und KOSTANECKI, kann dagegen ohne Bezugnahme auf die anderen Ansichten an der Hand der Tatsachen geprüft werden. Es muß aber, schon jetzt vorweggenommen werden, daß eine Verallgemeinerung derselben und ihre Ausdehnung auf die Gesamtheit der karyokinetischen Formen ganz unzulässig erscheint, weil eben die mit so großer Klarheit festgestellten Erscheinungen der ersten Kategorie, (Archoplasma und Kinoplasma) weil bloß als Tatsachen, ohne Deutungen geschildert, einer aus anderen Objekten abgeleiteten „Deutung" feindlich gegenüber stehen werden.

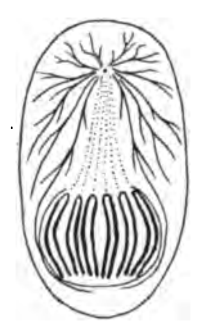


Fig. 190. Schema einer Zelle (nach RABL '900).

Der Ausgangspunkt der Betrachtungen von HEIDENHAIN zeichnet sich durch seine Einseitigkeit aus, es sind in der Tat die Salamanderleukocyten mit ihren, vielleicht sehr speziellen Strukturverhältnissen, die ihm zur Aufstellung seiner sehr anspruchsvollen Lehre genügten. KOSTANECKI mit seinen Mitarbeitern beschränkt sich auf Eier von Ascaris und Physa fontinalis, RABL auf das Epithel des Salamanders.

Der gemeinsame Ausgangspunkt läßt sich trotz etwas abweichender Fassung in folgenden Sätzen zusammenfassen: das Protoplasma der ruhenden Zelle besteht stets aus einem Fadengerüst (Cytomitom) welches in bestimmter typischer Weise centriert erscheint; das Centrum ist das Centrosoma. Die Anwesenheit des Kernes schafft an Stelle der radiären Symmetrie eine bilaterale mit einer durch den Kernmittelpunkt und das Centrosoma definierten Achse. Obwohl KOSTANECKI im ruhenden Ascarisei im Anschluß an VAN BENEDEN nur ein feines Gerüst protoplasmatischer Fäden (Treilli protoplasmique v. BENEDEN's) schildert, welches in einer die Zelloberfläche abschließenden Grenzschicht seinen Abschluß findet, und die mitotischen Plasmafibrillen durch „Verdeutlichung, histologische Differenzierung aus dem Fadengerüst" entstehen läßt, bekennt er sich unumwunden zu HEIDENHAIN's Theorie der organischen Radien (Identität und Spannung derselben), wird somit auch eine Centrierung in der ruhenden Zelle annehmen müssen.

Die HEIDENHAIN'schen organischen Radien fallen streng genommen gar nicht in das Gebiet der Strukturen, da die Spannungstheorie nach HEIDENHAIN's Bekenntnisse „bei Lichte besehen, keine Strukturtheorie, sondern eine Theorie der Kräfte ist". HEIDENHAIN erblickt darin ihre Stärke, welche aber, wie wir glauben, wohl eher darin liegen wird, daß sobald man an seine Aufstellungen mit einer scharfen Analyse herantritt, sie einem aus der Hand entschlüpfen und in nichts zerfließen, um wiederum in einer neuen, modifizierten Gestalt aufzutreten. Ihre Bedeutung für die Dynamik der Zellteilung wird uns noch weiter zu befassen haben; was die Neuentstehung der Strahlen bei der Mitose betrifft, welche von HEIDENHAIN zugegeben wird, so birgt sie nach ihm „des Rätselvollen so viel in sich, daß wir mit unserem Urteil an einen derartigen Prozeß nicht mehr

heranreichen". Wenn somit HEIDENHAIN auf den Vorgang der Strahlenbildung einen Ignorabimus stellt und sich somit jeder Verantwortlichkeit für die histologischen Konsequenzen seiner Theorie entzieht, so lauten die Angaben seines Anhängers v. KOSTANECKI und RABL viel entschiedener. Die Hauptschwierigkeit, die abgesehen von den anzunehmenden physiologischen Eigenschaften und Funktionen der Radien, jeder Ansicht von ihrer Persistenz und ständiger Centrierung anhaftet, liegt in der Teilung und dem Auseinanderweichen der Insertionspunkte bei den Vorgängen der Mitose. Die beiden genannten Autoren scheuten vor der logisch notwendigen Konsequenz nicht zurück, eine Längsspaltung der, mit ihren distalen Enden an die Zellperipherie, resp. an die Chromatinschleifen (RABL Fig. 190) angehefteten Radien anzunehmen, obwohl die tatsächlichen Belege dafür recht spärlich sind. Wie man jedoch das Auftauchen und Verschwinden der Strahlungssysteme bei den so häufigen abnormen Strahlungen in den Eiern sich auf Grund einer vorgebildeten Centrierung erklären soll (Fig. 191), entzieht sich unserem Verständnis und wurde auch von KOSTANECKI welcher selbst wertvolle kasuistische Beiträge für pathologische Strahlungen lieferte, nicht näher zu erörtern versucht. Auch ist die Wanderungsfähigkeit der Strahlungen unter Annahme einer organischen Verknüpfung der Radien mit dem allgemeinen Plasmaretikulum, namentlich im Falle der mächtigen Spermastrahlung, ganz undenkbar, worauf auch BOVERI hingewiesen hat.

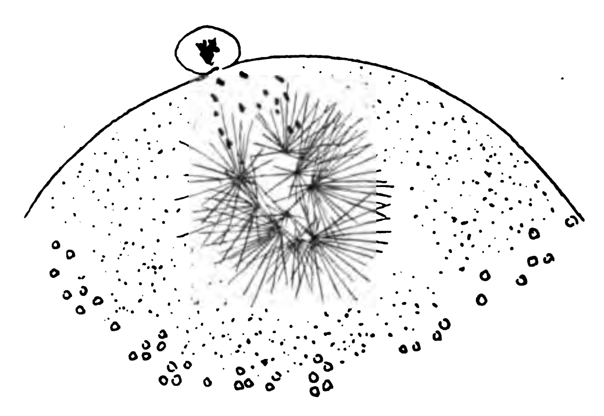


Fig. 191. Abnorme Strahlungen bei Entstehung des Richtungskörpers eines Echinodermeneies. (Nach v. KOSTANECKI '902.)

Die ungemeinen Schwierigkeiten, welche der Theorie der präformierten und an die Zellperipherie angehefteten Radien bei der Betrachtung der Mechanik der Mitose erwachsen (s. u.) machen sie unserer Ansicht nach ganz hinfällig. Im besten Falle könnte die materielle, strukturelle Grundlage zur selben für die indifferenten gebauten Ei- und Furchungszellen ausreichen. Die Verallgemeinerungen, zu welchen sowohl HEIDENHAIN als KOSTANECKI hinneigen, indem sie die organischen Radien als die allgemeine Basis (im dynamischen Sinne, HEIDENHAIN, oder sogar im struktionellen, KOSTANECKI) stellen sich in grellsten Widerspruch zu der unerschöpflichen Mannigfaltigkeit der mitotischen Vorgänge der höher differenzierten tierischen und pflanzlichen Zellen, sowohl Protozoen als Metazoen.

Die große Fülle von Tatsachen, welche die unbestreitbare Existenz fadiger Strahlungen in der Mitose dartun sollte, ließ eigentümlicher Weise eine Reihe ausgezeichneter Forscher ganz unbeeinflußt, indem dieselben, teils von, allerdings sehr gut fundierten theoretischen Auslegungen über das Wesen der Mitose ausgehend, teils sich auf gewisse für ihre Ansichten günstige Untersuchungsobjekte beschränkend, die bewiesenen Tatsachen einfach über Bord werfen und einer „fibrillären Theorie“ der Mitose eine „dynamische“ entgegensetzen, obwohl ein wirklich unversöhnlicher Gegensatz beider gar nicht zu ersehen ist und echte, zylindrische Fibrillen mit den sich aus anderen Gründen aufdrängenden „dynamischen“ Vorstellungen sehr wohl verträglich sind.

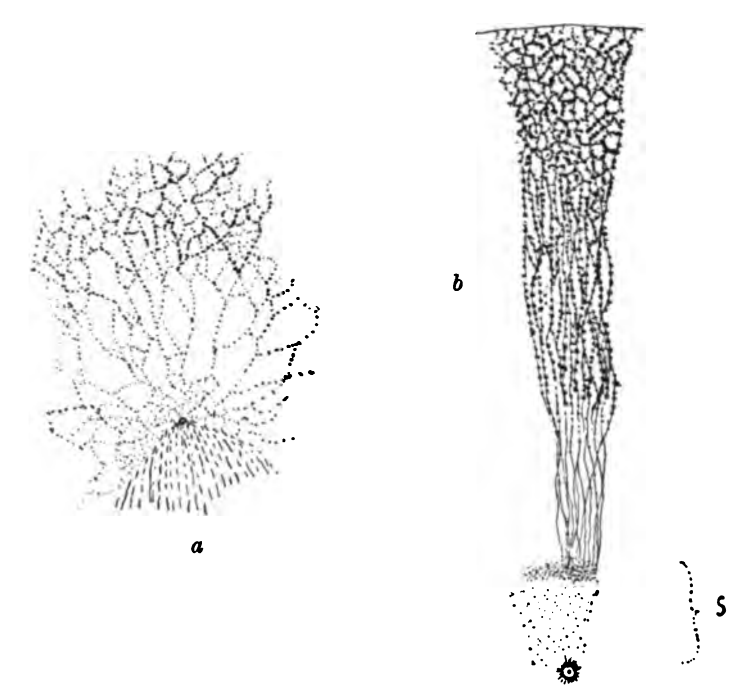


Fig. 192. Zwei Stadien der Entstehung von Polstrahlungen bei Polychoerus (nach GARDINER '99).

Es sind nur sehr kleine Segmente des Eies eingezeichnet: in *a* der Pol der Centralspindel mit einem kleinen Polkörper — unregelmäßiges, nicht orientiertes Plasmareticulum, in *b* ist eine sehr mächtige Sphäre um den Centralkörper entstanden (*S*) das Gerüst strahlig orientiert (eventuell zum Teil [centrale Abschnitte] zu echten Fibrillen differenziert?).

Von der Wabentheorie des Protoplasmas ausgehend, hat wie bekannt, BÜTSCHLI alle echte fibrilläre Bildungen, somit auch die mitotischen Strahlungen einfach in Abrede gestellt, indem er in denselben nur den optischen Ausdruck von gedehnten Wabenreihen erblickt. Sein einziges tatsächlich beobachtetes Objekt bildet der Aster des Echinodermeies, es wurden aber von seinem Schüler v. ERLANGER ganz ähnliche Strukturen auch an Cephalopodeneiern und an Ascaris geschildert, somit an Objekten, an welchen die Anwesenheit direkter Fibrillen über allen Zweifel feststehend zu sein schien. Der Streit,

welchen Bildern man eine größere Beweiskraft, d. h. Naturtreue beimessen darf (handelt es sich ja in beiden Fällen um fixierte und gefärbte Präparate) wird wohl für diese Objekte zu Gunsten der fibrillären Strukturen ausfallen müssen, da es ja nicht gut ersichtlich ist, wie man z. B. die von WILSON beschriebenen Bilder (s. o. Fig. 183) an Echinodermeiern für Artefakte bei Fixierungen erklären könnte,

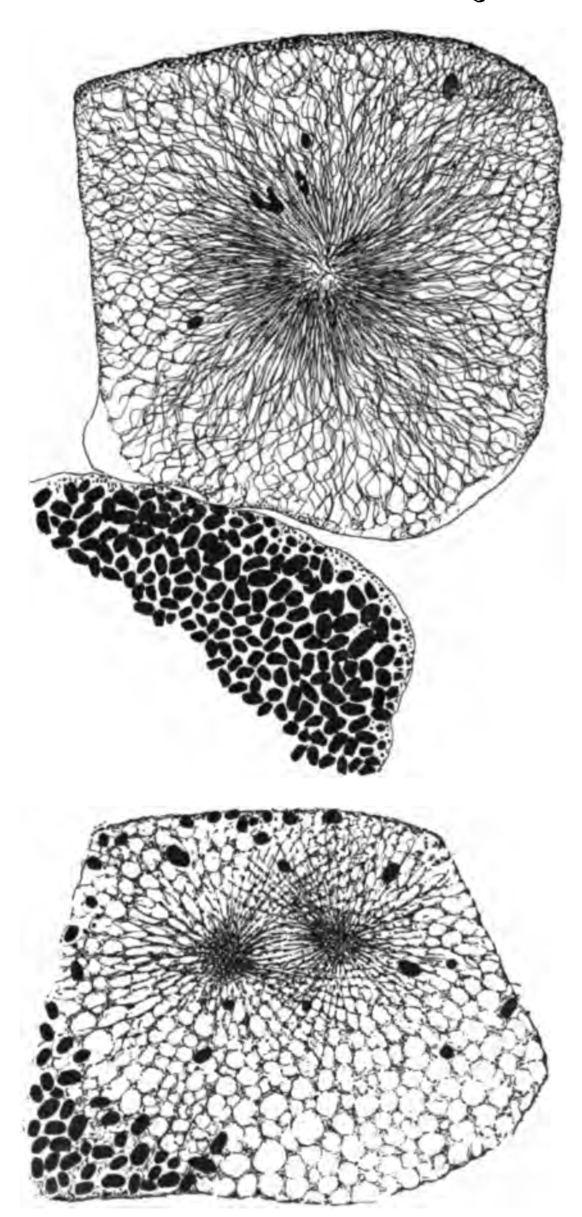


Fig. 193. Blastomeren von Triton (aus Eiern, deren animale Hälfte durch Centrifugieren dotterfrei gemacht wurde).

da ja durch Vergleich mit dem Lebenden die Fixierung des Plasmas sich als tadelloses erwies und eine Fällung durch Fixation der relativ so spärlichen, streng individualisierten Fibrillen undenkbar erscheint,[1]) daß dagegen eine mangelhafte Fixierung oder diffuse Färbung des WILSON'schen Objektes leicht ein Bild ergeben könnte, wie wir es in den BÜTSCHLI'schen sehen, ist ja leicht ersichtlich.

Die Verhältnisse bei Ascaris sind jedenfalls schwieriger zu entscheiden, da die Feinheit und Dichte der Strahlen ihrer scharfen Individualisierung im Wege steht. Daß jedoch für viele Objekte die BÜTSCHLI'sche Annahme zu Rechte besteht, wird wohl nicht länger anzuzweifeln sein; besonders lehrreich sind in dieser Hinsicht die Furchungsbilder der meroblastischen Eier der Knochenfische; nach den Abbildungen von HENNEGUY, BEHRENS, HIS u. A. handelt es sich um Dehnungsbilder eines ungemein dichten, feinen, gleichmäßigen Filzwerkes; daß der Eindruck der Strahlen durch Aneinanderreihung der gedehnten Waben erzeugt wird, ist mit besonderer Schärfe an den späteren Trennungsflächen der Blastomeren (Diastemen) zu sehen. Aehnliche Bilder wurden übrigens bei sehr verschiedenen Objekten von CARNOY und seinen Schülern, neuerdings von GARDINER an Polychoerus (Fig. 191) von VEYDOWSKI u. MRAČEK u. A. geschildert; daß es sich einfach um Artefakte im Sinne einer Gewinnung handeln soll, darf wohl in Anbetracht verschiedener Umstände, zum Teil auch der Beobachtung am Lebenden als ausgeschlossen gelten. Die Deutung des „Filzwerkes“ als eines optischen Ausdruckes von Wabenmaschen stößt allerdings zuweilen noch auf Widerspruch, obwohl die neueren Autoren, wie z. B. HIS die Beweiskraft der BÜTSCHLI'schen Argumentation zu Gunsten derselben einzusehen scheinen; es ist ja in der Tat mit der nachweisbar flüssigen Konsistenz des Eiplasmas ganz unvereinbar, in den Elementen des Filzwerkes wirkliche Fädchen zu erblicken, da die Kohäsion und Festigkeit des ganzen Geflechtes dann eine ganz enorme werden müßte. Die Fixierungsbilder, die uns in diesen Objekten entgegentreten, können allerdings nicht den Anspruch erheben, ein völlig naturgetreues Bild der vitalen Struktur, in Bezug auf die wirkliche Konfiguration der gedehnten Waben zu sein; da jedoch die Anwesenheit der Strahlungen wohl über jeden Zweifel erhaben ist, müssen wir die fixierten Bilder zum mindesten als untrügliche Residuen einer durch Längsspannung und Dehnung eines feinmaschigen Wabenwerkes entstandenen Strahlungssystems erblicken. In all den Fällen, übrigens, wo die Strahlung die Gesamtheit der vorhandenen strukturellen Elemente ergreift (z. B. Fig. 201) und die Dicke des einzelnen an der Grenze des Auflösungsvermögens steht, wird es natürlich ein mißliches sein, die wabige Natur der Strahlungen auszuschließen, wogegen die oben beschriebenen Fälle (z. B. Planarieneier (Fig. 185), ebenso untrüglich ihren fibrillären Charakter bezeugen.[2])

---

[1]) In einer späteren Publikation über das gleiche Objekt wird WILSON allerdings selbst sehr skeptisch in Bezug auf die vitale Präexistenz seines schönen Bildes: es soll sich nicht um echte fibrilläre Gebilde, sondern nur um „tracts of hyaloplasma, in an alveolar structur“ handeln. Es wurde bereits oben (S. 277) auseinandergesetzt, daß darin nur ein anderer Ausdruck für die Anwesenheit differenter, von dem umgebenden Wabengerüst abstehender Plasmazüge erblickt werden muß.

[2]) Daß frei suspendierte Fibrillen von relativ zäher Konsistenz, die Gesamtbeschaffenheit des flüssigen Zwischenmediums nicht beeinflussen können, wurde a. a. O. bereits hervorgehoben.

B. Centrosoma.

Als wichtigster Bestandteil des achromatischen Teiles der karyokinetischen Figur wird von den meisten Autoren das sog. Centrosoma betrachtet. Der Name stammt von Boveri, das Gebilde wurde aber als ein individualisiertes Polkörperchen zum ersten Male von Flemming beobachtet.

Das Lieblingsobjekt der cytologischen Forschung seit beinahe 20 Jahren, steht das Centrosoma noch heute fast im Vordergrunde des Interesses, indem sich an dasselbe die weitgehendsten, weitragenden Betrachtungen sowohl physiologischer als auch morphologischer Natur anknüpften. Von der präsumptiven Bedeutung des Centrosomas als Teilungsorganes der Zelle ausgehend, hat man demselben vielfach auch die Oberleitung über die anderen „motorischen" Funktionen der Zelle übertragen. Wie sehr der Begriff des „motorischen" Centrums unkritisch und unhaltbar ist, wurde im Kap. II zu beweisen versucht (vgl. Flimmerbewegung).

An dieser Stelle interessiert uns vor allem das Centrosoma als Teilungsorgan der Zelle, oder objektiver ausgedrückt, als ein bei der Karyokinese sehr vielfach mitspielender Faktor.

Als erste und wichtigste Frage der Centrosomaforschung erscheint die Feststellung seiner Ubiquität in den Zellen, welche trotz der unendlichen, darauf verwendeten Mühe und Arbeit weder in einem, noch im anderen Sinne definitiv beantwortet worden ist. Die Ubiquität des Centrosomas kann in zweifachem Sinne feststellbar sein: 1. seine Anwesenheit in allen Zellen, wenn auch nur unter bestimmten Umständen, mit a. W. seine Unentbehrlichkeit bei der Mitose, als Teilungsorgan der Zelle; 2. seine Persistenz in einer gegebenen Zelle in allen Stadien des Zellenlebens, als ständiges individualisiertes Zellorgan.

Was die Beantwortung der ersten Frage — der Ubiquität der Centrosomen — anbelangt, so wird sie schon durch den Umstand sehr erschwert, daß eine negative Feststellung nie einen entscheidenden Wert beanspruchen kann und noch immer der Einwand erhoben wird, daß die Centrosomen im gegebenen Falle wegen ihrer Dimensionen oder schwerer Färbbarkeit sich einem Nachweis entziehen.

Es ist gewiß sehr verhängnisvoll für die Centrosomerforschung geworden, daß man sich relativ frühzeitig von dem obligatorischen Nachweis der Centrosomen in neuen Zellarten speziell während des Teilungsvorganges derselben entzog, da man dadurch des einzig sicheren Kriteriums für das neue Zellorgan verlustig wurde.

Hätte man frühzeitig genug von den zahlreichen Fällen Kenntnis genommen, wo man trotz des eifrigsten Suchens auch während der Karyokinese Centrosomen vermißt, so wäre man vielleicht mit der Verallgemeinerung der ersten Befunde etwas vorsichtiger verfahren. Zu einem wahren fehlerhaften Zirkel wurde man aber durch die zahlreichen Befunde der „Centrosomen" in zahlreichen Zellenarten geführt, welche notorischerweise unter normalen Verhältnissen nie zur Teilung Gelegenheit haben und höchstwahrscheinlich diese Tätigkeit einbüßen; es gehören dazu v. Lenhossek's Befunde der Centrosomen in Ganglienzellen (bestätigt von Holmgren, Studnicka, Kolster und m. A.), Heidenhain's, Bambecke's und v. d. Stricht's Befunde in den Riesenzellen des Knochenmarkes, v. d. Stricht's und Meves, in Knorperzellen, v. Lenhossek's in glatten Muskelfasern und einige andere.

Statt an der „motorischen" Funktion dieser Organe auf Grund ihrer Befunde in den Zellen, die ja von dem Organ keinen derartigen Gebrauch machen können, irre zu werden, hat man an der ganz oberflächlichen Aehnlichkeit der verschiedenen unter eine Kategorie subsummierten Gebilde festhaltend, aus diesen Befunden den

umgekehrten Satz konstruiert, indem man in ihnen einen Beweis für die Permanenz und Ubiquität der fraglichen Gebilde erblickte (Lenhossek u. A.), man übersah jedoch dabei vielfach, daß nur eine vorgefaßte Ueberzeugung von ihrer Existenz zu ihrer Identifizierung in den neuen Zellarten verhelfen konnte.

Im Kap. II wurde der Nachweis versucht, daß das Aufstellen des Begriffes eines kinetischen oder motorischen Centralorganes der Zelle und namentlich sein Verlegen in das Centrosoma der ruhenden Zelle jeder tieferen Bedeutung entbehrt und in vielen Fällen direkt ab absurdum führt. Wenn man daher die sehr schwankende Identifizierung der fraglichen Gebilde mit Centrosomen in den Muskelzellen, Ganglienzellen, Schleimzellen usw. durch die eventuell in Betracht kommende Tätigkeit derselben, als motorischer Centren für die verschiedenen Funktionen der betreffenden Zellen betrachtet, so befindet man sich in einem fehlerhaften Zirkel. Die einzige greifbare Eigenschaft des Centrosomas ist nur aus seiner Tätigkeit bei der Mitose bekannt. Solange die Betätigung der in den verschiedensten geschilderten Fällen aufgefundenen Gebilde bei der Mitose nicht nachgewiesen ist, können dieselben keinesfalls die Dignität von Centrosomen beanspruchen. Daß weder die mikrochemischen (färberischen) Nachweise, noch die sehr dürftigen morphologischen Merkmale uns dazu berechtigen, dürfte eigentlich als unbestreitbar erscheinen. Wenn man daher, was uns das einzig Berechtigte zu sein scheint, das Centrosoma als ein bei der Mitose tätiges Organ auffaßt, so muß zugegeben werden, daß die erste von uns aufgeworfene Frage, nach dem heutigen Stande unseres Wissens im negativen Sinne beantwortet werden muß, daß mit a. W. zur Annahme einer Ubiquität des Centrosomas, zumal in den Metazoenzellen, keine wohlbegründete Berechtigung vorliegt.

Die Frage nach der Permanenz des Centrosomas als differenzierten Zellorganes in denjenigen Zellen, in welchen es auf bestimmten Stadien angetroffen wird, kann sowohl durch Nachweis seines Schwundes in bestimmten Zeitpunkten des Zellenlebens, wie der Möglichkeit seiner Neuentstehung gelöst werden. Für die erstere Eventualität liegen für eine Kategorie der Fälle wohl völlig sichere Befunde vor: es ist das Verhalten des Ovocentrums während der Befruchtung und die Herkunft der Centrosomen der ersten Furchungsspindel.

Eine ausgedehnte Literatur knüpft sich an diese wichtige Frage, der trotz aller Bemühungen keine völlig befriedigende Beantwortung zuteil wurde. Die neueren, merkwürdigen Entdeckungen der amerikanischen Biologen über künstliche Parthenogenese, verwickeln die Sachlage noch mehr insofern, als man mit einer Entstehungsmöglichkeit der Centrosomen de novo, mehr denn je zu rechnen hat.

Die ersten näheren Angaben über die Beziehungen der Centrosomen zu den Vorgängen der Befruchtung, welche von Fol ausgingen, sprachen von einer gleichen Betätigung sowohl des mütterlichen, als des väterlichen Centrosomas (sog. Quadrille de centres — bei Echinodermen). Spätere, genaue Nachprüfungen von Boveri, Wilson, Mathews, Hill, Reinke, Kostanecki u. m. A. führten jedoch zur Erkenntnis, daß das Centrosom des Eies, resp. der Richtungsspindel, an der Bildung der Furchungsspindel keinen Anteil mehr besitzt, somit anscheinend zu Grunde geht.

Der Zeitpunkt des Centrosomaschwundes bei den Reifungsprozessen des Eies läßt sich nur in den wenigsten Fällen mit Bestimmt-

heit angeben. Am klarsten liegen natürlich die Verhältnisse bei Objekten, welchen das Centrosoma schon in den Richtungsspindeln abgesprochen werden darf. Es sind zwar wenige aber, wie wir glauben, sehr sichere Repräsentanten hierher zu zählen. Das bekannteste, in besonders genauer Weise von BOVERI studierte Objekt sind die Richtungsspindeln der Ascaris; ihre, an den Polen so deutlich abgestumpfte Tonnenform läßt die Angaben über die Anwesenheit der Polkörper als nicht besonders beweisend erscheinen.

Die neueren Beobachtungen von FÜRST, SALA, MOSZKOWSKI bringen allerdings eine gewisse Komplikation in die Verhältnisse, insofern als zuweilen (nach SALA, infolge niedriger Temperatur) die Pole der tonnenförmigen Spindeln sich zuspitzen und ein typisches Polkörperchen zum Vorschein kommt. FÜRST faßt die ganze tonnenförmige Spindel des Ascariseies als ein vergrößertes Centrosoma auf, den beiden Polkörperchen soll dagegen die Dignität von Centrosomen nicht zukommen.

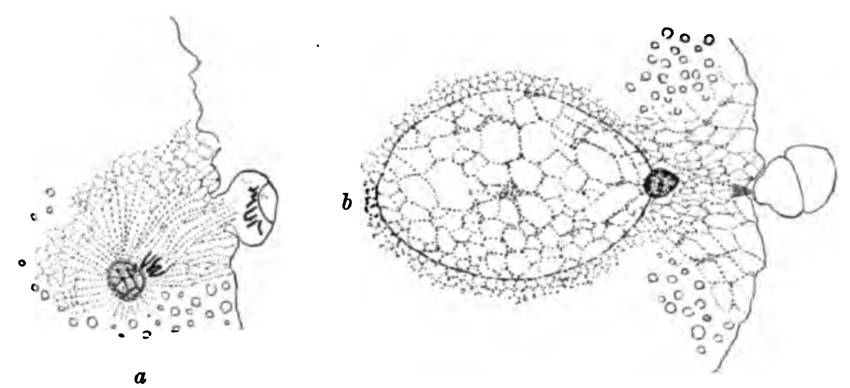


Fig. 194. Degeneration des Ovocentrosoma bei Unio nach Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers (nach LILLIE '900).

In *a* das Centrosoma aus dichtem Plasma mit wabigem Gerüst und einigen Centriolen bestehend; in *b* ist eine riesige, grob wabige Kugel entstanden, welche später degeneriert.

Wir glauben, daß die jedenfalls als abnorm oder abweichend aufzufassenden Richtungsspindeln von SALA und FÜRST, an dem so überzeugenden Bilde der normalen Spindel der Ascaris nichts ändern können und daß man in derselben nach wie vor ein Centrosoma vermissen muß.

Sehr überzeugend sind auch die von HAECKER u. A. gelieferten Bilder der Richtungsspindeln bei verschiedenen Copepoden. CARNOY und LEBRUN, FICK u. A. haben in den Richtungsspindeln verschiedener Amphibien distinkte Centrosomen vermißt, obwohl die Konfluenz der Strahlungen in scharf angedeutete Pole, die Anwesenheit von solchen nicht völlig sicher ausschließen läßt.

In den Richtungsspindeln der Wirbeltiere scheinen die Verhältnisse ebenfalls sehr verwickelt; in normalen Fällen fehlen die Centrosomen (SOBOTTA — Maus, JORDAN — Diemyctylus) in atretischen Follikeln treten sie zuweilen zusammen mit einer prächtigen Polstrahlung auf (RABL, SPULER). In den hochgradig pathologischen Fällen kommt es schließlich bei Säugern zur Ausbildung ganz unregelmäßiger, vielseitiger mitotischer Figuren, welche ohne jede Beteiligung der Centrosomen, ähnlich den höheren Pflanzen zur Ausbildung gelangen.

Dem Fehlen der Centrosomen bei einigen Eiarten stehen jedoch um so zahlreichere Repräsentanten entgegen, bei welchen die Richtungsspindel in keiner Hinsicht vom normalen Typus abweicht, und sowohl deutliche Centrosomen, wie Polstrahlungen aufweist (Echinodermen, Mollusken, Anneliden, Nemertinen, Turbellarien etc.). Der Zeitpunkt des Centrosomaschwundes bei letzteren Eiarten entzieht sich in den meisten Fällen einer genaueren Nachforschung. Bei Unio findet dagegen nach LILLIE ein sehr interessanter Vorgang der Auflösung des Centrosoma mit der Sphäre in eine kolossal anschwellende grobwabig gebaute Plasmaanhäufung, welche nur einige

Zeit ihre Individualität bewahrt um sich schließlich mit dem übrigen Plasmaretikulum zu vermengen.

Weit auffallender und einer positiven Feststellung zugänglicher sind die Erscheinungen der Neuentstehung echter Centrosomen.

Wie weittragend ein wirklicher, einwandsfreier Nachweis einer derartigen Entstehungsmöglichkeit für die Auffassung der Natur des Centrosoms sein muß, wurde von einigen Vertretern der Lehre von ihrer Konstanz, namentlich von Boveri in richtiger Weise erkannt und dementsprechend das Vorkommen dieser Tatsache lebhaft angefochten. Lag ja der springende Punkt der Centrosomenlehre eben in der Auffassung desselben als eines, durch Teilung von einer Zellgeneration auf die nächstfolgende übergehendes „Organes" welcher ebenso wohl, wie der Zellkern, oder die ganze Tochterzelle, von dem Muttergebilde alle wesentlichen Eigenschaften mitvererbt bekommt (Boveri u. v. Beneden).

Diese Kontinuität der Generationen allein ermöglicht es, selbstverständlich, das Centrosoma in einen gewissen Gegensatz zu den übrigen Zellbestandteilen zu stellen, indem demselben bei dem wichtigsten Zelllebensvorgange, der Teilung, eine dominierende Rolle, wenn auch nicht als einzig tätigen, so doch wenigstens als maßgebenden Faktors vindiziert wurde, weil ja das Centrosoma in seinem cyklischen Lebenslauf, welcher eine periodisch wiederkehrende Zweiteilung voraussetzt auch die entsprechenden Vorgänge in der Zelle auslösen soll.

Auch jeder weitere Versuch, dem Mechanismus des Centrosomas bei den Zellteilungsvorgängen näher zu treten, führte zur Aufstellung entweder eines direkten funktionellen Gegensatzes zwischen demselben oder dem Cytoplasma, indem das erstere als aktiver, das letztere als passiver Faktor aufgefaßt wurde, oder wenigstens einer Potentierung gemeinsamer Eigenschaften, wobei das Centrosoma als Sitz einer centralen, im umgekehrten Verhältnis zur Entfernung abnehmenden Kraft tätig sein mußte.

Es ist ja einleuchtend, wie sehr all diese Vorstellungen über Wesen und Funktion des Centrosomas an sein stets, in allen Phasen des Zellebens individualisiertes Dasein geknüpft sein müssen; daß ein Differenzierungsprodukt des Cytoplasmas in ein derartiges wechselseitiges Verhältnis zum selben sich stellen könnte, wie es durch die herrschende Auffassung des Wesens des Centrosomas verlangt wird, würde wohl kaum denkbar sein. Ein wirklicher unwiderlegbarer Beweis der Neubildung von Centrosomen wird somit eine gründliche Revision unserer diesbezüglichen Anschauungen nach sich führen müssen; um desto unparteiischer und kritischer müssen wir daher bei der Beurteilung der vorliegenden Tatsachen vorgehen.

Die wichtigste diesbezügliche Entdeckung verdanken wir unbestritten J. Loeb, welchem im Jahre 1899 der merkwürdige Nachweis gelang, daß unbefruchtete Seeigeleier in bestimmten Konzentrationen von $MgCl_2$, Zucker, Harnstoff sich bis in das Pluteustadium entwickeln. Die Resultate von Loeb fanden alsbald eine Bestätigung durch Morgan, später auch durch Wilson; weitere Versuche von Pieri und Winkler zeigten, daß auch ein Extrakt aus normalem Sperma entwicklungserzeugend wirkt, Mathews erzielte eine Furchung durch Aether, Chloroform, Alkohol, O-Mangel, Hitze, Y. Delage endlich durch CO_2.

Wenn man die Tatsache in Erwägung zieht, daß das normale, reife Ei (nach Abstoßung beider Polkörper), seines Centosoma verlustig geht und das Furchungscentrosom von dem Spermacentrosoma geliefert wird, so leitet ja schon die Tatsache allein der künstlichen Parthenogenese auf den Gedanken, daß das Furchungscentrosom in diesem Falle eine Bildung de novo ist; inwiefern diese Voraussetzung tatsächlich sich als zutreffend erweist, wird aus dem weiteren erhellen; es hat jedoch jeder einwandsfreie Beweis dieser Neubildung mit der Möglichkeit zu rechnen, daß das Ovocentrum unter den abnormen, durch chemische Reizung erzeugten Umständen zu einer Tätigkeit angeregt wird, welcher er sich normalerweise, bei Gegenwart des Spermocentrums zu entziehen pflegt; auf die Tatsache des angeblichen wirklichen Schwundes des Ovocentrum kann, selbstver-

ständlich, wie auf jede negative Feststellung kein entscheidendes Gewicht gelegt werden.

Die eigentümlichen, ungemein häufigen Abweichungen und Anomalien der Furchungstypen bei der künstlichen Parthenogenese gestatten jedoch ein viel tieferes Eindringen in das Centrosomenproblem; es bieten in dieser Hinsicht die neueren, bereits angeführten Arbeiten vielfache Berührungspunkte mit den älteren Versuchen von R. HERTWIG (1896), MORGAN (1896, 1899) und NORMAN (1896), welche bei Behandlung der Seeigeleier mit Strychninlösungen das Auftreten der sonderbarsten und verschiedensten Strahlungsfiguren im Cytoplasma nachweisen konnten, wobei es ab und zu auch zu unregelmäßig verlaufenden Furchungen kam (HERTWIG).

Das Interessanteste an all den Anomalien ist das plötzliche unvermittelte Auftauchen von Strahlungsformen in den verschiedensten Abschnitten des Cytoplasmas. Diese „künstlichen" Sphären (MORGAN) enthalten in ihrem Centrum ein sich intensiv schwärzendes centrosomaähnliches Körperchen, vermehren sich durch Teilung, treten in Verbindung mit dem Kerne und „scheinen sich an den Chromosomen zu verankern und sich mit denselben in die verschiedenen Eiregionen zu begeben" (MORGAN).

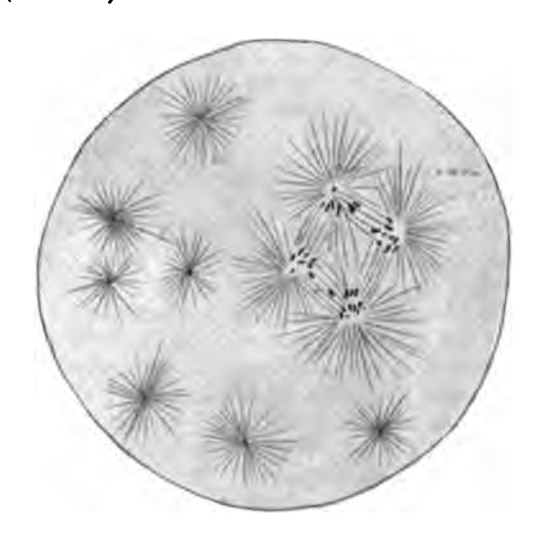


Fig. 195. Künstlich erzeugte Astrosphären im Echinodermenei unter Einfluß einer $MgCl_2$-Lösung. (Nach WILSON '901.)

Diesen Befunden fügte noch außerdem WILSON einige andere hinzu, welche die Aehnlichkeit der „Cytastern" (artefizielle Astrosphären) mit den Furchungscentrosomen noch bedeutend erweitern. Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß Neuerzeugung der Cytastern durch chemische Reize auch an kernlosen Eifragmenten gelingt und daß die ersteren sich ebenso wie normale Astern durch Teilung vermehren. Damit ist gleichzeitig die Ableitung der künstlichen Astrosphären oder Centrosomen aus den achromatischen Bestandteilen des Kernes, wie es HERTWIG und zum Teil auch MORGAN annahmen, widerlegt; es darf somit als sicher gestellt gelten, daß

centrosomenähnliche Gebilde mit Plasmastrahlungen de novo im Eicytoplasma und aus demselben entstehen können. Mit dieser Feststellung ist allerdings der Einwand von Boveri noch nicht definitiv gehoben, welcher die Identität dieser künstlich erzeugten Gebilde mit echten Furchungscentrosomen aus verschiedenen Gründen anzweifelt. In der Tat, ist ja mit der Fähigkeit, um sich herum Plasmastrahlungen zu erzeugen oder sich durch beliebige Teilung zu vermehren, die Eigenschaften eines Centrosomas, wie wir sie aus der Beobachtung eines normalen Entwicklungsvorganges mit dem cyklischen Ablauf seiner Veränderungen erschließen, noch nicht erschöpft. Die wichtigste Charakteristik der Centrosomen, die allein eine Gewähr der typischen Entwicklung besitzt, ist eine regulierte Vermehrung derselben durch Zweiteilung, wobei zwischen je zwei Teilungen der Centrosomen, (vorausgesetzt die Anwesenheit des Zellkernes) eine Zellteilung erfolgen muß, wodurch das ursprüngliche Verhältnis der Centrosomenzahl in einer Zelle gewährleistet wird. Es ist somit nach Boveri, der Nachweis zu erbringen, daß die künstlich entstandenen Sphären wirklich zu dieser geordneten, durch erhebliche Eigenschaften bedingten Tätigkeit befähigt sind, daß sie zu wirklichen Furchungscentrosomen werden können. Der strikte Beweis stand nach Morgan's Angaben noch aus, wurde jedoch durch die genaueren Angaben von Wilson wesentlich gefördert.

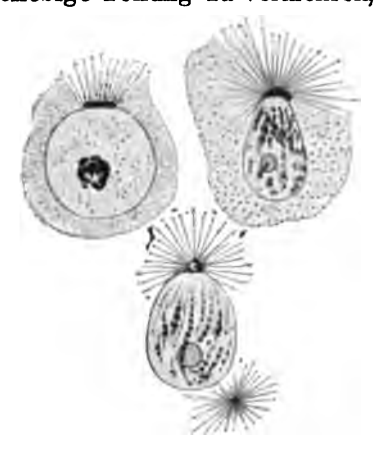


Fig. 196. Neubildung des Centrosomas im Echinodermei unter dem Einfluß einer $MgCl_2$lösung. (Nach E. Wilson '901.)

In einer genauen Nachuntersuchung der künstlichen Parthenogenese konnte Wilson das erste Entstehen des Furchungscentrosomas direkt an der Kernoberfläche ermitteln. Die auffallende Größe und Form des Centrosomas weichen von den gewöhnlichen Verhältnissen ab und bieten gar keine Anhaltspunkte für eine Ableitung aus einem erhalten gebliebenen Ovocentrum, sollen aber in auffallender Weise an das aus dem Kern herausdifferenzierte Centrosoma bei Actinosphaerium (R. Hertwig) erinnern (s. u.). Ueber seine Herkunft läßt sich nach Wilson nichts Bestimmtes aussagen, obwohl die Möglichkeit der Entstehung aus dem Kern als ziemlich naheliegend erscheint (Fig. 196).

Wenn auch die genaueste Untersuchung, wie die von Wilson, dem Wesen der Vorgänge gemäß noch immerhin leise Zweifel an einer Entstehung des Furchungscentrosomas de novo und nicht vielmehr aus einem unscheinbaren Ovocentrum, gestattet, so scheinen die analogen Experimente eines Schülers von R. Hertwig, Wassilieff, zu viel eindeutigeren Ergebnissen geführt zu haben.

Der letztgenannte Autor konnte nämlich an unbefruchteten

[1]) Daß bei echter artifizieller Parthenogenese, die Tätigkeit des Ovocentrums nicht auszuschließen ist (Boveri), wurde bereits oben hervorgehoben.

Strongylocentrotuseiern den Nachweis erbringen, daß der Kernteilungstypus in hohem Grade verschieden, je nach dem angewendeten chemischen Reize variierend, ausfällt. Nikotineier lieferten eine mitotische Figur, welche im hohen Grade an den von den höheren Pflanzen bekannten Typus erinnerte, mit dem Unterschiede, allerdings, daß die gesamte achromatische Figur von dem Liningerüst des Kernes ohne jede Beteiligung des Protoplasmas geliefert wurde. Ein Gebilde, welches in irgend einer Weise einem Centrosoma vergleichbar wäre, trat in den Nikotineiern überhaupt nicht auf.

Die Strychnineier näherten sich viel mehr dem normalen Typus, insofern als eine Beteiligung des Cytoplasmas an der achromatischen Figur und das Auftreten großer, schaumig gebauter, centrosomaähnlicher Gebilde nachweisbar war. Nur die Magnesiaeier lieferten ziemlich typische individualisierte Centrosomen, deren Ausbildung allerdings mit den Angaben von Wilson nicht in allen Punkten zu stimmen schien.[1]) Angesichts dieser Tatsachen verschwindet natürlich der Zweifel an der Entstehung des Furchungscentrosomas de novo. Ein plötzliches Auftauchen eines stets individualisierten fertigen, aber normalerweise unsichtbaren Ovocentrums erscheint ja völlig ausgeschlossen. In der Herkunft des Furchungscentrosomas läßt Wassilieff keine andere Eventualität als seine Entstehung aus der achromatischen Kernsubstanz zu.

Die Versuche über künstliche Parthenogenese der Seeigel liefern den einzigen bis jetzt bekannt gewordenen Fall der Entstehung eines Centrosomas de novo. Die immer mehr sich häufenden Mitteilungen über ein periodisch erfolgendes morphologisches Herausdifferenzieren eines cirkumskripten Gebildes — des Centrosomas — aus dem Kern oder Cytoplasma gehören streng genommen nicht in dieselbe Kategorie der Tatsachen. Liegt ja die große Wichtigkeit der Frage für die gesamte Auffassung der Natur des Centrosomas eben im Nachweise, daß eine abnorme Entstehung des Gebildes als Antwortsreaktion der Zelle auf ungewohnte Reize tatsächlich vorkommen kann.

Wird ein solches Geschehen tatsächlich beobachtet, so erscheint ja in diesem Falle das Centrosom als ein echtes Produkt der anderen Zellbestandteile und ist mit allen Einschränkungen behaftet, die wir logischerweise in unsere Vorstellungen von den Wechselbeziehungen zwischen Produkt und Erzeuger stets hineinfügen müssen. Wird dagegen der Nachweis erbracht, daß in manchen Zellarten das Centrosoma nur periodisch auftritt, sein Auftreten jedoch aus inneren Lebensfaktoren der Zelle heraus erfolgt und nicht als ungewohnte Antwortsreaktion auf einen abnormen Reiz auftritt, so darf von einer Entstehung de novo streng genommen nicht gesprochen werden; wohl muß darin eine periodische Entdifferenzierung oder richtiger, Verteilung der Bausteine des Centrosomas auf verschiedene Zellterritorien erblickt werden.

---

[1]) Wassilieff scheint keinen Unterschied zwischen den Cytastern und Furchungscentrosomen zu machen, was nach Morgan's und Wilson's Schilderungen durchaus unerläßlich erscheint.

Von Interesse ist W.'s Beobachtung, daß der Teilungstypus der Strychnineier gewisse Unterschiede aufweist, je nachdem die aus der Strychninlösung in reines Seewasser zurückgebrachten Eier 1—2 Stunden oder 3—4 Stunden bis zum Beginne der Teilung verstreichen ließen.

Die Konsequenzen, die aus dieser wichtigen Konstatierung gezogen werden müssen, dürfen jedoch mit den, aus der künstlichen Partenogenese gezogenen Erfahrungen durchaus nicht zusammengeworfen werden. Die scharfe Sonderung des Sachverhaltes wird jedoch vorläufig bei denjenigen Autoren vermißt, welche, wie Boveri, der Entstehungsmöglichkeit der Centrosomen de novo feindlich gegenüberstehen.[1])

Als Beispiele von periodischem Neuauftreten oder Neudifferenzierung echter Centrosomen werden vielfach die Beobachtungen von Reinke, Mead und von botanischer Seite (Mottier) aufgeführt. Es handelt sich um ein Auftreten zahlreicher, im Cytoplasma disseminierter kleiner Plasmastrahlungen (Nebencentren, sekundäre und tertiäre Centren — Reinke), welche durch allmähliche Umbildung oder Konfluenz schließlich zur Ausbildung zweier definitiver Centren der karyokinetischen Figur führen. Wenn auch den Figuren von Reinke und Mottier keine besondere Beweiskraft beigemessen werden darf, so kann wohl den Bildern von Mead die behauptete Tatsache nicht abgesprochen werden, obwohl, wie Boveri mit Recht hervorhebt, die Provenienz der definitiven Asteren mit Centrosomen aus den primären kleinen, ebenso problematisch, wie die Herkunft selbst der letzteren bleibt.

Viel schwerwiegender erscheint dagegen die Beobachtungen von R. Hertwig über die Differenzierung des Centrosomen bei Actinosphaerium und die Frage nach der Entstehung des Furchungscentrosomas bei einigen Eispecies, namentlich Unio (Lillie).




Fig. 197. Differenzierung des Centrosomas aus chromatischen Massen im Actinosphaerium. (Nach Hertwig '98.)

Das Actinosphaerium besitzt nach R. Hertwig's Schilderung verschiedene Typen der Karyokinese: die gewöhnlichen körperlichen Kernteilungen entbehren jeder Spur eines Centrosomas, die sog. Reduktionsteilungen der Cysten weisen dagegen ein solches auf; wenn somit die Neubildung desselben schon a priori anzunehmen ist, so ist um so wertvoller der genaue Nachweis seiner Entstehung aus dem Kerngerüst, wie er in überzeugender Weise von Hertwig geliefert wurde.

Die Bildung des Centrosomas wird durch eine Heteropolie] des Kernes eingeleitet, welche sich in starker einseitiger Verdichtung des Kerngerüstes und namentlich auch des chromatischen Teiles desselben kundgibt. Gleichzeitig damit werden in dem umgebenden homogenen Plasma (Archoplasma) deutliche, gegen den Kernpol gerichtete Strahlungen sichtbar. Ein größerer oder kleinerer Teil des

[1]) Vgl. auch R. Hertwig.

verklumpten Kernnetzes verläßt nun den Kern, um das unregelmäßig-spongiös gebaute Centrosoma zu liefern. Die definitive Ausgestaltung des höchst variablen Gebildes zu einem typischen kompakten Doppelstäbchen, — die Reduktion des Centrosomas, scheint sowohl durch Verdichtung seiner Masse, als teilweise durch partielle Reduktion der aus dem Kern ausgestoßenen Gebilde zu geschehen.

Eine, immer noch unentschiedene Frage, bietet das Vorkommen der Neudifferenzierung des Centrosomas der ersten Furchungsspindel. Nachdem die falsche Theorie von der Beteiligung des Ovocentrums an der Furchungsspindel in ihrer allgemeinen Gültigkeit anscheinend definitiv beseitigt wurde (s. o.), kam die Annahme von Boveri, welcher die Persistenz und aktive Betätigung des Spermocentrums für erwiesen hielt, zur allgemeinen Anerkennung. Die Nachprüfung des Sachverhaltes an weiteren, neuen Eispecies, scheint jedoch wiederum eine gewisse Schwankung in unsere Vorstellungen hineinzubringen, indem sowohl Fälle von Betätigung des Ovocentrums (Myzostoma, Wheeler), als des Schwundes beider ursprünglichen Centrosomen und einer Differenzierung der Furchungspolkörper aus dem Cytoplasma (Lillie bei Unio) neben unbestreitbaren klaren Tatsachen der Persistenz des Spermacentrums anerkannt werden müßten.[1])

Es bleibt somit zum mindesten zweifelhaft, ob wir an der Kontinuität des Spermacentrums bei den Furchungsmitosen noch festhalten können, ob nicht, vielmehr, zum mindesten in einigen Fällen, das Furchungscentrosom eine wirkliche „Entwicklungsgeschichte“, wie sich R. Hertwig ausdrückt, hinter sich hat.

Eine gewisse Neudifferenzierung des Centrosomas ist auch in denjenigen Fällen anzunehmen, wo die nukleäre Herkunft derselben sicher nachweisbar ist.

Die Frage nach den Beziehungen des Centrosomas zum Kern hat eine lange Reihe von Umwandlungen erfahren, indem die älteren Forscher das erstere fast ausschließlich aus dem letzteren ableiteten, die Entdeckungen von Centrosomen und Sphären in ruhenden Zellen einen bedeutenden Umschwung in diese Anschauung hineinbrachten, die Vertiefung unserer Kenntnisse der Karyokinese der Protozoen die beiderseitigen Beziehungen wiederum intimer gestaltete.

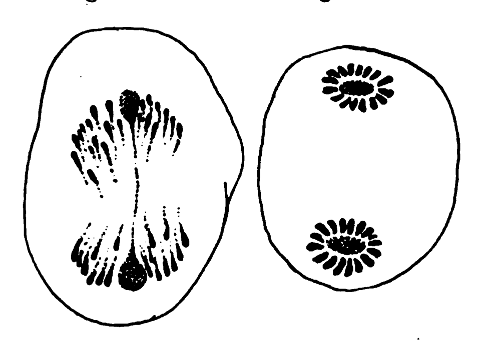


Fig. 198. Mitose in Euglena viridis. Streckung des Centronucleus. (Nach Keuten '94.)

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß eine ganze Reihe der Protozoen (namentlich Infusorien) und einige Eiarten der Metazoen, einen sog. Centronucleus (Boveri) besitzen: es enthält mit anderen Worten, der Kern an sich sämtliche Bestandteile der mitotischen Figur, wobei das Centrosoma bald als völlig individualisiertes Gebilde, bald nur sein mehr oder weniger scharf markiertes Aequivalent auftritt. Ein sicheres Kriterium eines Centronucleus haben wir in all den Fällen, wo die Karyokinese ohne Schwund der Kernmembran abläuft, wie es besonders deutlich bei einigen Infusorien und Rhizopoden (Euglypha, Schewiakoff) der Fall ist. Der Grad

[1]) Vgl. Wilson, The Cell S. 210—213.

der Differenzierung eines Nukleolencentrosomas unterliegt vielen Schwankungen. Ein besonders prägnantes Beispiel eines solchen wurde von KEUTEN an Euglena beschrieben (Fig. 198). Die Substanzanhäufungen an den Spindelpolen des mitotischen Stadiums des Mikronucleus bei Infusorien bieten manche Anknüpfungspunkte an die Verhältnisse vieler pflanzlichen Objekte und einiger Metazoenzellen (s. u.).

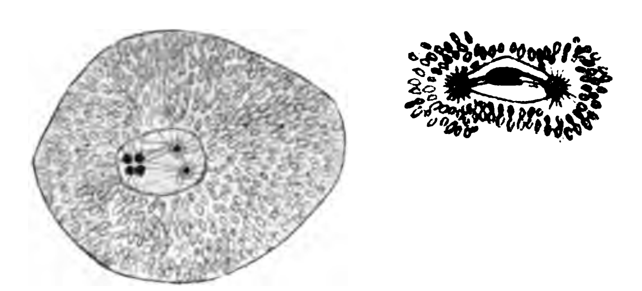


Fig. 199. Intranukleäres Centrosoma in den Spermatocyten der Ascaris. (Nach BRAUER '95.)

Scharf individualisierte intranukleäre Centrosomen kommen an einigen Ovocyten- resp. Spermatocytenarten zur Beobachtung (Ascaris meg. univelens, BRAUER, Copepoden — RÜCKERT). Von besonderem Inter-

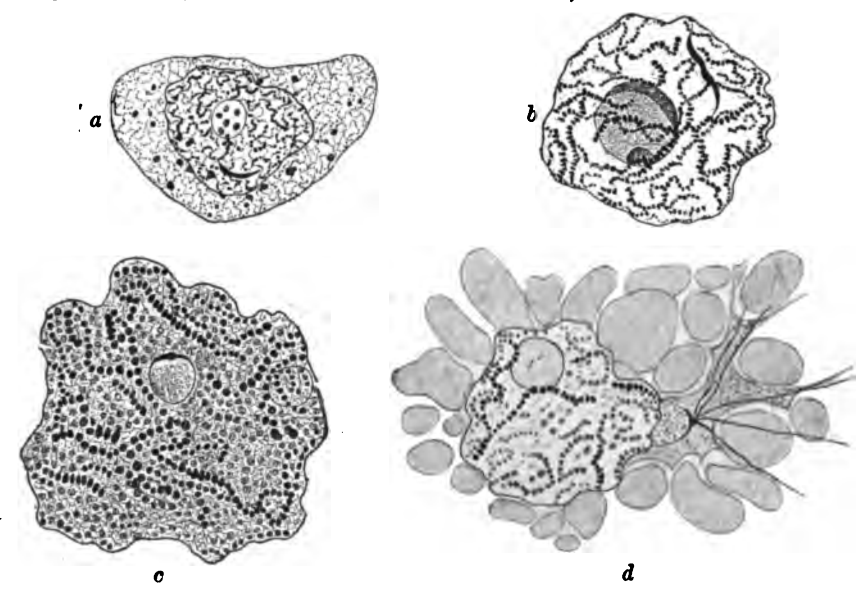


Fig. 200. Entwicklung des Centrosomas im Ovocyt der Thyzanozoon Brocchi. In *a* und *b* „Filament lisse", welches in *c* dem Nucleolus sich anschmiegt und mit letzteren zusammen den Kern verläßt (*d*). (Nach SCHOCKAERT '907.)

esse sind die Verhältnisse bei den Polycladen, wie sie von v. D. STRICHT, KLINKOWSTROEM, FRANCOTTE, aber in besonders überzeugender Weise von SCHOEKAERT an den Ovocyten des Thysanozoon BROCCHI und

von Gérard an den Ovocyten von Prosteceraeus vittatus erschlossen wurden. Das Centrosoma ist schon sehr frühzeitig innerhalb des Kernes als ein scharf gezeichneter, intensiv färbbarer „Filament lisse“ unterscheidbar. Indem es bei Thysanozoon zum großen Nucleolus in bestimmte Beziehungen tritt und denselben kappenförmig umgibt, verläßt es in dieser Verbindung den Kern um sich im Cytoplasma allmählich abzurunden und als Ausgangspunkt der Polstrahlung zu werden.[1])

Die volle Ausbildung erlangt das Centrosom in den sehr zahlreichen Zellarten, wo es als ständiges Zellorgan, in allen Stadien des Zellebens im Cytoplasma vorgefunden wird.

Es wurden bereits oben, im Abschnitt über das Archoplasma, die Fälle geschildert, wo eine spezifische Substanzanhäufung um das Centrosoma — die Sphäre (oder Idiozoma) das Zellorgan in besonders auffälliger Weise markiert. Die Mehrzahl der Zellen mit einem permanenten „Centrosom“ entbehren jedoch einer spezifischen, scharf unterscheidbaren Hülle, welche zuweilen allein uns in Stand setzt, die letzteren mit Sicherheit zu diagnostizieren.

Wir hatten es bis jetzt vermieden, die Morphologie des Centrosomas näher zu berühren, und beschränkten uns auf die Anwendung des summarischen Begriffes des Centrosomas als des präsumptiven Teilungsorganes der Zelle — eines rein physiologischen Begriffes. Das genauere Eingehen auf die Morphologie desselben ist in der Tat mit fast unüberwindlichen Schwierigkeiten verbunden, da es wohl kaum einen zweiten Zellbestandteil gibt, welcher in jeder Hinsicht so variabel wäre und so viel Schwierigkeiten einer genauen Interpretation bieten könnte.

Es dürfte sich, sowohl aus historischer Rücksicht, als aus Bequemlichkeitsgründen empfehlen, unsere Untersuchung von dem klassischen Objekte von v. Beneden und Boveri — dem Ei des Ascaris — zu beginnen. Das Interesse, welches sich an dieses Objekt knüpft, wird durch die neueste, sehr eingehende Untersuchung von Boveri noch gesteigert. Boveri glaubt in ganz überzeugender Weise die Zusammensetzung des Teilungsorganes des Ascaris aus folgenden Bestandteilen nachgewiesen zu haben. Das Centrum des Organes besteht aus einem winzigen, kugeligen 1—2 μ großen, intensiv färbbaren „Centriol“. Das Centriol ist von einer scharf umschriebenen, homogen oder sehr fein wabig gebauten Kugel — dem „Centrosoma“ — umgeben. Das Centrosoma (bestehend aus „Centroplasma“) liegt

---

[1]) Inwiefern man jedoch das nucleolenartige Gebilde des Englena für ein Centrosoma, das Nucleolocentrosoma, namentlich in funktioneller Hinsicht, die ja in diesem Falle maßgebend sein sollte, ansprechen darf, ist vorläufig kaum zu entscheiden. Die Analogien des Nucleolocentrosomas mit einem „Teilungsorgan“ des Kernes erscheinen ja in der Tat sehr problematisch und eine gewöhnliche direkte Teilung des Nucleolus könnte wohl kaum anders und einfacher als eine Längsdehnung und Durchschnürung des Nucleolocentrosomas von Keuten ablaufen; von achromatischen mit den Chromosomen verbindenden Fäden konnte Keuten nur geringe, funktionell jedenfalls belanglose Spuren nachweisen.

Die Auffassung der Nukleolen und nukleolenartigen Körpern als Aequivalent von Centrosomen scheint demnach nach den vorliegenden Tatsachen sehr wenig fundiert zu sein. Es ist daher auch sehr berechtigt, wenn Lauterborn in seiner schönen Untersuchung der Teilung einer Dinoflagellate (Ceratum hirundinella) eine Streckung und Längsteilung des Nucleolus schildert, jedoch ausdrücklich das Fehlen eines Centrosomas konstatiert (Fig. 137c).

seinerseits innerhalb der Sphäre (bestehend aus Archoplasma — Boveri). Dem Centrosoma von Boveri entspricht das Corpuscule central von v. Beneden. Als charakteristisch für das Centrosoma kann seine nicht strahlige, ev. fein-wabige Beschaffenheit innerhalb einer auf dasselbe centrierten und dicht herantretenden strahligen Figur gelten.

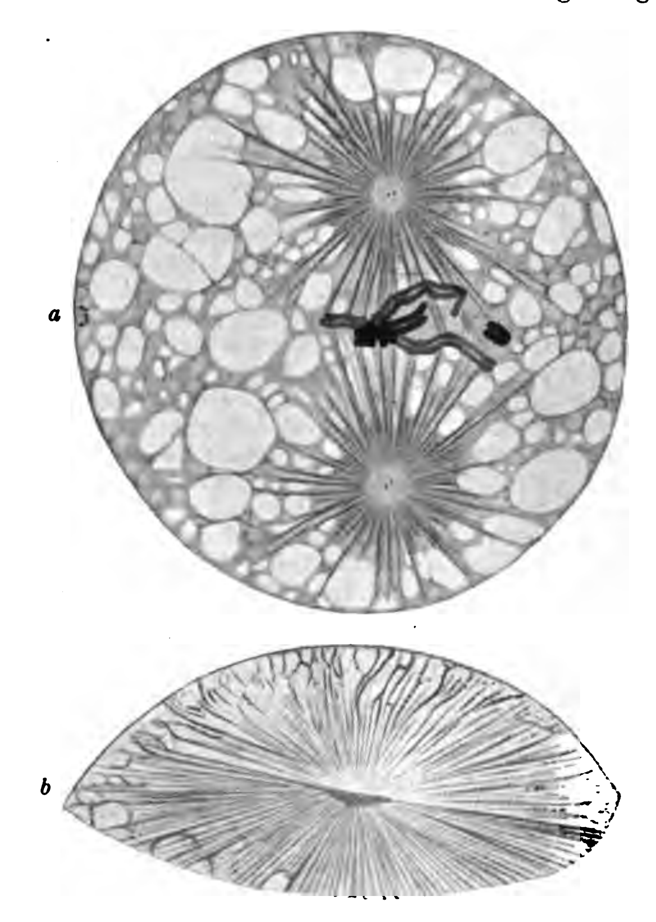


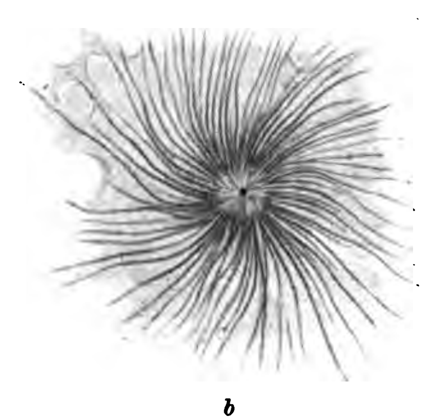
Fig. 201. Centrosomen in den Furchungsstadien des Ascaris (nach Boveri '901).
a Kugelige Centrosomen mit verdoppelten Centriolen; um das Centrosom eine Aufhellung (sog. Zone medullaire v. Benedens).
b Centrosoma eines Eies in Anaphase (Abflachung des Centrosomas).

Streng genommen ist die Centrierung das einzige strenge Kriterium, da weder die Größenverhältnisse, noch der Teilungsmodus des Centrosomas, geschweige denn eine färberische Reaktion desselben als irgendwie konstant angesehen werden können. Ist das Centrosoma kugelig und schließt es das kleine, central gelegene Centriol ein, so können die gegenseitigen Beziehungen zum Strahlensystem nicht als eindeutig erkannt werden. Jede Verdoppelung der Centriolen und Formwechsel des Centrosomas überzeugt uns jedoch, daß die Centrierung der Strahlen auf das letztere Gebilde erfolgt.

Der Nachweis der Permanenz beider Gebilde in mehreren Objekten, wie Ei- und Samenzellen der Ascaris, Eizellen der Echinodermen und Dialula und ein typischer, unten zu schildernder cyklischer Gestaltwechsel des Centrosomas berechtigen nach BOVERI, diese Beispiele zu verallgemeinern, und den allgemeinen Typus eines völlig ausgebildeten, extranukleären Teilungsorganes der Zelle in der Kombination eines kugeligen Centrosomas mit eingeschlossenem Centriol zu erblicken.

Von der Feststellung ausgehend, daß die Größe des Centrosomas im allgemeinen gleichen Schritt mit den Dimensionen der betreffenden Zelle hält,[1]) vertritt nun BOVERI die Ansicht, daß die kleinen in den Metazoenzellen geschilderten Teilungsorgane (Centralkörper, Diplo-





a *b*

Fig. 202. Centrosomen und Sphären nach der Anschauung von M. HEIDENHAIN und v. KOSTANECKI.
a Leukocyt des Salamanders (nach HEIDENHAIN '99).
b Spermastrahlung im Ei der Physa fontinalis (nach KOSTANECKI '97).
In beiden Fällen treten die Strahlen bis an die Centralkörper heran, welche nach der Deutung der Autoren dem BOVERI'schen Centriol entsprechen sollen.

somen usw.) stets den Centrosomen entsprechen, daß innerhalb derselben noch kleinere, freilich ultramikroskopische Centriolen aus theoretischen Erwägungen vermutet werden müssen: „Es scheint mir hier einer derjenigen Fälle vorzuliegen, wo wir die Existenz von Strukturen annehmen müssen, ohne etwas davon zu sehen“ (S. 93).

Mit dieser Behauptung stellt sich BOVERI in schärften Gegensatz zu mehreren Forschern.

Wenn die einzelnen Punkte der Kontroverse in manchen Fällen nur schwerlich eine entscheidende Klärung der Verhältnisse gewähren, so kann ein gewisser Vorwurf der Einseitigkeit in seiner Verallgemeinerung BOVERI schon aus aprioristischen Gründen nicht erspart bleiben. Da schon eine scharfe Individualisierung des Centrosomas als eine Errungenschaft einer langen phylogenetischen Entwicklungsreihe betrachtet werden dürfte, da wir vielfach auf kaum von dem benachbarten Cytoplasma gesonderte Aequivalente des Centrosomas stoßen, so ist es sehr unwahrscheinlich, jedenfalls nicht theoretisch postulierbar, in allen Fällen eines mehr weniger scharf individualisierten Teilungsorganes eine doppelte Zusammensetzung aus einem kleineren Centriol und größeren Centrosom zu erwarten; es dürfte vielmehr die umgekehrte Ansicht oder Annahme ebenso berechtigt erscheinen, nach welcher man in der Differenzierung eines Centriols innerhalb eines größeren Gebildes

[1]) Was sich allerdings nur an einigen Beispielen nachweisen läßt.

des Centrosomas eine nur sekundär entstandene, vielleicht durch Größenverhältnisse bedingte Ausbildung des Teilungsorganes erblicken dürfte. Wenn man zunächst von dem Centriol, als einem nicht weiter zerlegbaren und von allen Autoren anerkannten Gebilde ausgeht, so muß zunächst derjenigen Angaben gedacht werden, welche die Anwesenheit eines Centrosomas im Sinne Boveri's in allen Fällen, auch in den Objekten von Boveri und seinen Schülern u. a., auch Ascariseiern leugnen; es sind hier M. Heidenhain und Kostanecki mit seinen Mitarbeitern Siedlecki und Wierzecki zu nennen.

Sowohl ersterer auf Grund ausgedehnter Untersuchungen der Leukocyten, als letztere in sorgfältigen Arbeiten über Befruchtung der Physa fontinalis, Ascaris und Echinodermen, leugnen auf das entschiedenste die Anwesenheit einer nicht radiär ge-

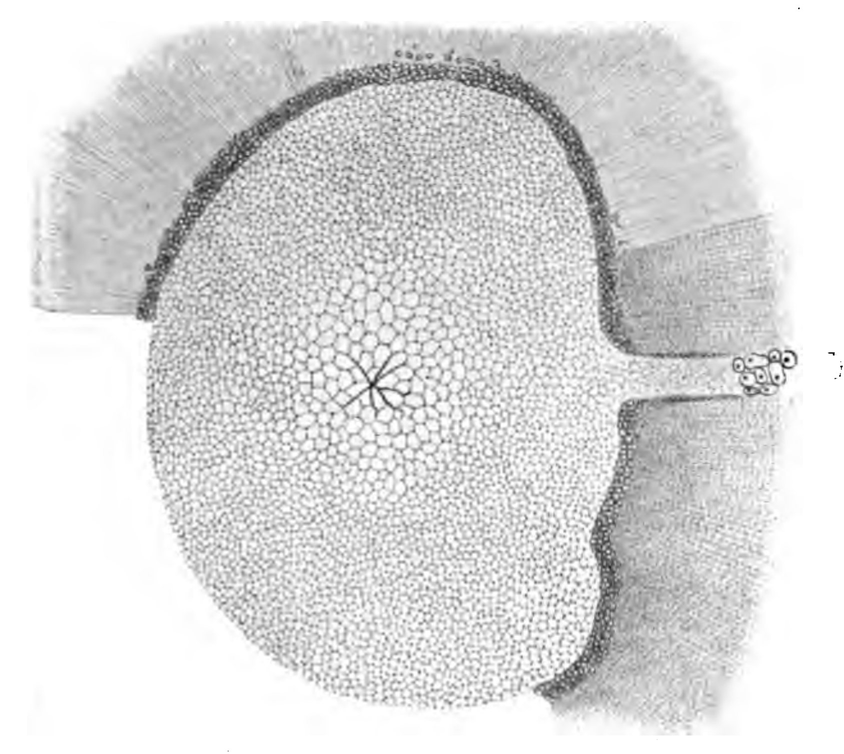


Fig. 203 *a*.

bauten Zone um das Centriol. Das Centriol, welches somit identisch mit dem Centrosoma wird, gilt den genannten Autoren als tatsächlicher Insertionspunkt der Strahlen (Fig. 202).

Daß diese Anschauung noch weniger Anrecht auf Verallgemeinerung, als diejenige von Boveri besitzt, dürfte aus den zahlreichen, unten anzuführenden Beispielen von unleugbaren Centrosomen (Veydowsky, Lillie u. m. A.) evident werden. Aber auch die Angaben von Kostanecki und Siedlecki über Ascaris können den neueren Resultaten von Boveri unmöglich Stand halten; das, was die erstgenannten Autoren als Centriolen abbilden, ist unleugbar ein Centrosom mit einem darin eingeschlossenen, durch Totalschwärzung des Centrosomas unsichtbaren Centriol.

Boveri's Anschauungen wurden auch von Meves angefeindet, indem letzterer eine doppelte Zusammensetzung der fraglichen Gebilde in den Metazoenzellen, wo sie meistens als Doppelkörnchen oder Doppelstäbchen sichtbar werden, leugnet.[1])

[1]) Die Beweisführung von Meves beruht auf spermatogenetischen Tatsachen, wo nach ihm nachweisbar nur Centriolen sich an der Bildung des Mittelstückes beteiligen, die Identität der ersteren mit den Diplosomen dagegen als feststehend erachtet wird; diese Argumentation verliert allerdings bedeutend an Beweiskraft,

Es wird wohl in der Tat unbestreitbar sein, daß das einzige, was wir in vielen Fällen sehen und auch vermuten können, ein ganz winziges, an der Grenze der Sichtbarkeit stehendes Körnchen ist, welches sich intensiv mit *E*-Hämatoxylin schwärzt und zum Mittelpunkt der dicht herantretenden Radien wird; besonders lehreiche Beispiele werden von den Spermastrahlungen vieler Spezies, nament-

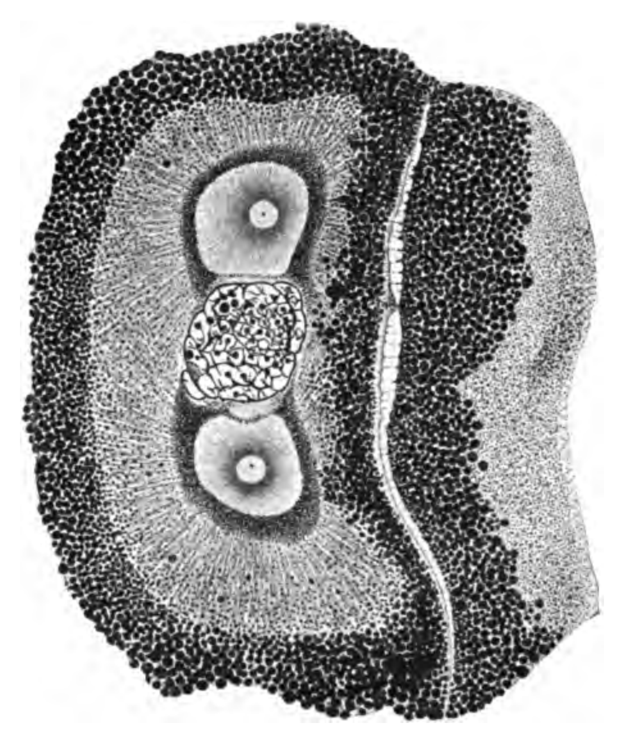


Fig. 203*b*.

Fig. 203. Achromatische Figur in den Furchungszellen der Rhynchelmis (Polychaet).
a Anaphase der ersten Furchungsteilung — die Chromatinbläschen der Tochterkerne auf der dünnen Centralspindel. Das riesig angeschwollene (makroskopisch sichtbare) Centroplasma (Centrosom — früher Periplast — Veydowsky) zeigt einen prächtigen wabigen Bau — rings die mächtige Strahlung der Astrosphäre. Im Centrum des Centroplasmas das Centriol und als erste Anlage des Centroplasmas der nächsten Generation — eine schwache Andeutung einer Plasmastrahlung (Zufluß von Plasma).
b Zweite Furchung: das ganze Cytoplasma strahlig gebaut (die zurückgedrängte Astrosphäre der ersten Generation). Innerhalb des Pigmenthofes die nunmehr strahlige Astrosphäre der zweiten Generation (das wabige Centroplasma des Stadiums Fig. *a*). Um die Centriolen herum die Anlagen der wabig gebauten Enkelcentrosomen der nächsten Generation.
(Nach Veydowsky und Mračeck '903.)

lich Echinodermen (Wilson), Physa (Kostanecki u. A.) geliefert. Die Frage ob dieses Centralgebilde noch einen weiteren Einschluß besitzt, und somit als Centrosoma aufgefaßt werden muß, oder ob ein Centriol

wenn man die cyklischen Umwandlungen des Centrosomas und eine Neubildung desselben nach Reduktion (Boveri, Veydowsky und Mraceck s. u.) berücksichtigt.

vorliegt, müßte natürlich zu einem belanglosen Wortgefelt herabsinken, wenn nicht gewisse periodisch wiederkehrende Zustandsänderungen beider Gebilde, eine scharfe, höchstwahrscheinlich funktionelle Sonderung beider zum notwendigen Postulat machten. Wir verdanken auch in dieser Frage die meiste Aufklärung Boveri und ganz unabhängig von ihm Veydowsky und neuerdings Veydowsky und Mraček.

Wenn wir das Wesentlichste aus der großen Anzahl der komplizierten und zuweilen nur wenig harmonierenden Einzeltatsachen herauszugreifen versuchen, so können wir auf Grund der Angaben von Boveri (Spermatocyten und Eier von Ascaris, Eier von Dialula und von Echinodermen), Veydowsky und Mraček (Rhynchelmis) und vielleicht einigen anderen (Lillie — Unio) uns eine folgende Vorstellung über die Beziehungen des Centriols und des Centrosomas machen. Das Centriol bleibt in all den Fällen, wo es sich als ein solches sicher diagnostizieren läßt, stets von derselben Größe, vermehrt sich durch Zweiteilung, wobei dieselbe in der Regel der Teilung des Centrosomas vorangeht und schon im Muttersternstadium der Mitose (für die nächste Generation) erfolgt.

Der Kreislauf des Centrosomas erfolgt dagegen, soweit sich nach den Objekten von Boveri und Veydowsky beurteilen läßt, unter regelmäßiger Volumzunahme und Abnahme desselben, wobei eine Abgabe des Centroplasmas an die umgebende strahlige Sphärensubstanz resp. der Wiederaufbau des ersteren aus der letzteren ganz unvermeidlich wird. Als durchaus ständiges Element erweist sich dagegen bei dieser Reduktion (Boveri) und Neudifferenzierung nur das Centriol. Die Centrosomen erreichen ihre volle Ausbildung in verschiedenen Phasen des mitotischen Prozesses. Bei Ascaris (Ei und Spermatocyten) sind die Centrosomen am größten vor der vollen Ausbildung der Teilungsfigur, im Seeigelei vergrößern sie sich kontinuierlich während der Bewegung der Tochterplatten, ähnlich bei Dialula (Boveri) und mehreren anderen Objekten.

In besonderem Maße aufklärend sind in dieser Hinsicht die Untersuchungen von Veydowsky (1887—1888) und Veydowsky und Mraček (1902) an dem Ei des Anneliden Rhynchelmis. Die Entstehung des Furchungscentrosoms um das Centriol des Spermatozoon und die Differenzierung der Centrosomen der späteren Generationen, lassen sich an diesem Objekte Schritt für Schritt verfolgen. Um das Centriol des Sperma sammelt sich durch Plasmazufluß von allen Seiten (Plasmastrahlen), eine größere Anhäufung eines feinkörnigen Protoplasma; indem die centrale Zone desselben durch Verwandlung der kleinen Granula in größere Vakuolen oder Wabeninhalte, eine bedeutende Volumzunahme und grobwabiges Gefüge erhält, grenzt sich ein großes kugeliges Gebilde, das Centrosoma (das frühere Periblast von Veydowsky) gegen die strahlig gebaute Sphärensubstanz ab. Die Differenzierung des Centrosomas der nächsten Generation erfolgt nun als ein „endogener" Vorgang innerhalb des vorliegenden Centrosomas. Indem vom Centriol ausgehend, die regelmäßige wabige Struktur des Centrosomas etwas verwaschen oder modifiziert wird, entsteht eine junge Strahlung, welche wie eine Welle sich im alten Centrosom ausbreitet; das helle Centrum der neuen strahligen Figur ist das neuentstandene, wabige Tochtercentrosoma, die Substanz des alten Centrosomas geht in die Bildung der Astrosphäre auf, die alte Astrosphäre vermengt sich spurlos mit dem peripheren Plasma usw.

Als einzig persistierendes Organ erscheint nun ausschließlich das Centriol. Das mächtige Centroplasma (Centrosoma) drückt nur den jeweiligen Stand der Differenzierung des Plasmas um das erstere und ist als sekundäre Bildung aufzufassen.

Diese Ergebnisse, welche in wesentlichen Zügen schon im Jahre 1888 von VEYDOWSKY formuliert wurden, stehen in bester prinzipieller Uebereinstimmung mit den Befunden von BOVERI, dessen Objekte allerdings in etwas abweichendem Sinne interpretiert werden

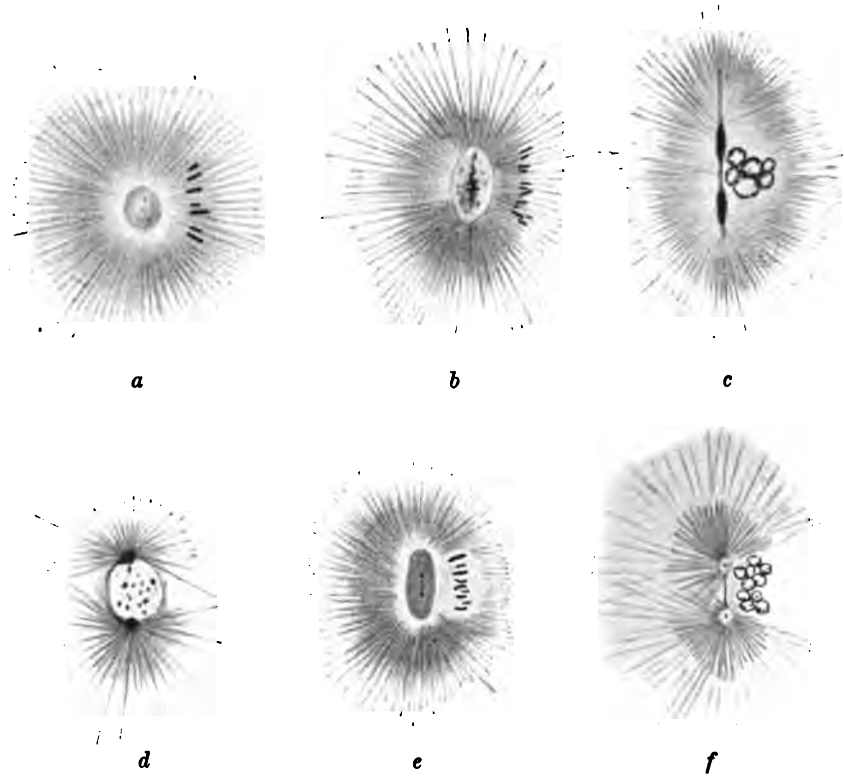


Fig. 204. Zwei verschiedene Typen von Reduktion der Centrosomen bei Strongylocentrotus. In der Serie *a—d* nur das Centrosoma sichtbar, das Centriol nicht darstellbar: als helle, schwach granuläre oder wabige Kugel in *a*, erfährt das Centrosom eine Condensation seiner centralen Masse und eine Abstoßung des peripheren Teiles des Centroplasmas (Reduktion) welches zur Astrosphärenbildung verwertet wird. In *e* das Centriolenpaar innerhalb des kompakten nicht strahligen Centrosomas sichtbar, welches in *f* dem Reduktionsvorgange unterliegt, resp. zur Bildung der Astrosphäre verwertet wird. (Nach BOVERI '901.)

müssen. BOVERI findet an den Strongylocentrotuseiern im Stadium der Aequatorialplatte große kugelige Centrosomen mit kleinen Centriolen. Kurz nach Teilung der Centriolen, streckt sich auch das kugelige, mächtig angeschwollene Centrosoma; auf einem gewissen Stadium erfolgt nun der eigentümliche Vorgang der Abstoßung des größten Teiles des Centrosomas, es entsteht ein kleines „reduziertes“ hantelförmiges Centrosoma, welches schließlich in zwei Teile zerfällt, von denen jeder einen Centriol einschließt; das abgestoßene Centro-

plasma wird zum Aufbau der Sphäre verwertet. Die prinzipielle Uebereinstimmung mit VEYDOWSKY's Befunden an Rynchelmis ist sehr bedeutend und wird von beiden Autoren hervorgehoben.

Die Erscheinungen der Reduktion beschränken sich jedoch anscheinend nicht auf die zwei bereits zitierten Beispiele, sondern scheinen in der einen oder anderen Form eine ziemliche Verbreitung zu besitzen.[1])

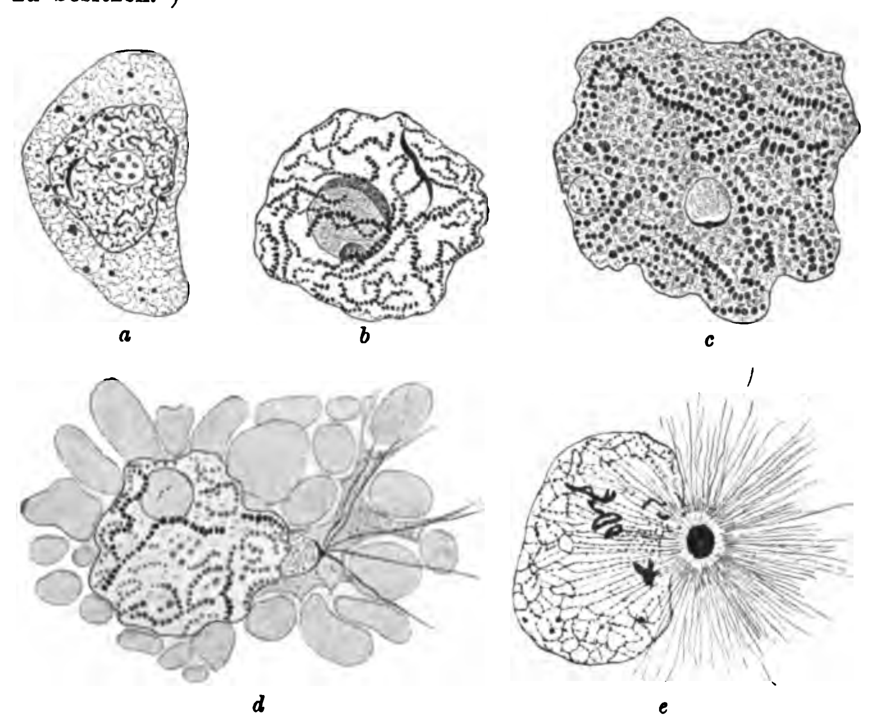


Fig. 205. Entstehung und Umwandlungen des Centrosomas im Ovocyten des Thysanozoon Brocchi (Planarie). Im Kerne tritt das „Filament lisse" auf (*a*, *b*), welches sich einem Nucleolus anlagert (*c*) und mit ihm zusammen aus dem Kern in das Cytoplasma heraustritt (*d*). Das kappenförmige Centriol verwandelt sich und wächst zum großen Centrosoma (*e*) heran; auf etwas späteren Stadien lassen sich innerhalb des großen Centrosoma (*e*) ein, resp. zwei Centriolen der nächsten Generation nachweisen. (Nach SCHOCKAERT '901.)

In schönster Ausbildung werden Centriol mit Centrosoma in den Reifungsteilungen verschiedener Polykladeneier angetroffen, welche den Gegenstand zahlreicher Untersuchungen bildeten. Die neuesten, ausführlichen Schilderungen von SCHOCKAERT (Thysanozoon) und GÉRARD (Prostecereus) machen es sehr wahrscheinlich, daß das nukleäre Centrosoma (filament lisse s. o.) dem einzig ständigen Bestandteile des Teilungsorganes, dem Centriol entspricht; nach der Abrundung des eigentümlich gestalteten Centriols (Fig. 205 d) beginnt seine bedeutende Volumzunahme. Die durchgehende intensive Färbbarkeit des kugligen Centrosomas läßt bis in die späteren Mitosestadien kein distinktes Centriol innerhalb desselben nachweisen; bei voller Ausbildung des Asters büßt dagegen das große kuglige Gebilde seine Färbbarkeit so weit ein, daß das Centriol (ev. bereits zweiteilig) in schärfster Weise zum Vorschein kommt. SCHERCKAERT ist nun geneigt, das Centrosom als Substanzanlagerungen um das konstant persistierende Centriol aufzufassen. Er glaubt sogar

[1]) Eine Verwertung des Centroplasmas, d. h. der Substanz des Centrosomas, findet auch bei Entstehung der Centralspindel statt (vgl. S. 254).

die Centrosomasubstanz aus Nukleinsubstanzen ableiten zu können. In ähnlichen Ergebnissen gelangt auch GÉRARD (Prostecereus).

Die angeführten Beispiele, denen sich eine lange Reihe anderer angliedern ließe, dürften für eine völlig sichere Begründung eines Typus von Centrosoma genügen, welcher zuerst von BOVERI am Ascarisei aufgestellt wurde: ein kleines Centriol innerhalb eines nicht strahlig gebauten Centrosomas. Die Plasmastrahlen reichen nur bis an das letztere, nicht bis an das Centriol heran.

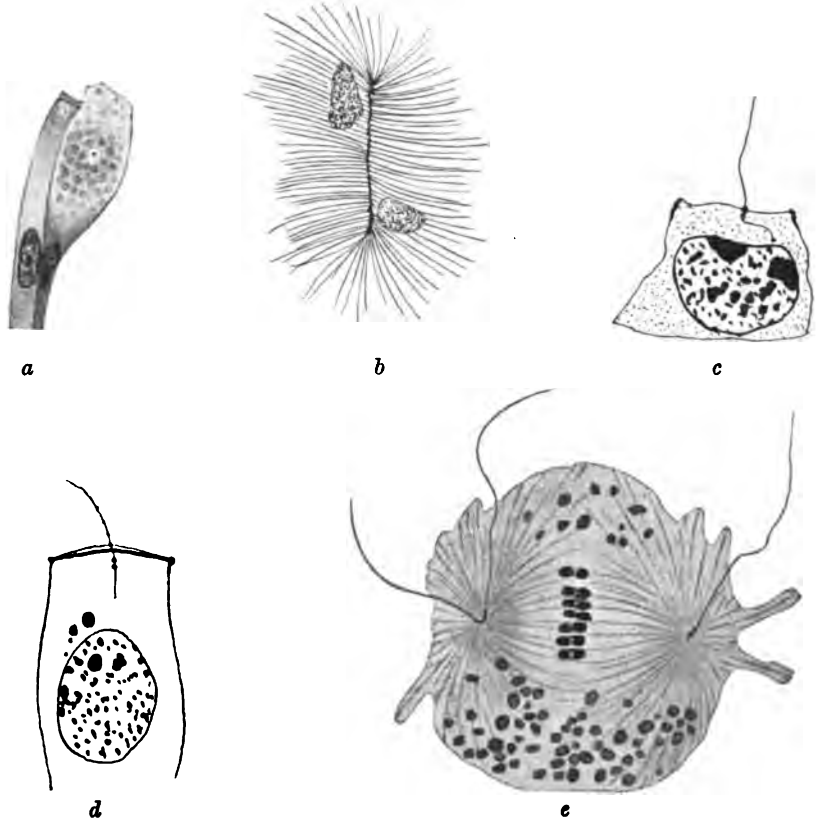


Fig. 206. Verschiedene einfache Formen von Centrosomen in Gewebszellen.
a Diplosomen in zylindrischen und Schleimzellen (nach K. ZIMMERMANN '97).
b Centralstab in einer Pigmentzelle eines Teleostiers (nach K. ZIMMERMANN '96).
c, *d* Epithelien mit der ZIMMERMANN'schen Centralgeißel (nach JOSEPH '901).
e Centralkörper mit Geißeln im Spermatocyt von Pyeris crategi (nach MEVES '901).

Wenn wir eine Umschau über die Repräsentanten dieses Typus halten, so bemerken wir, daß es sich ausschließlich um Eizellen oder junge Furchungszellen handelt. Daß diese ganz abgeschlossene Kategorie von Zellen auch einen speziellen Typus des Centrosomas, sei es in Anbetracht der bedeutenden absoluten Größe, sei es des regen Teilungstempo, beanspruchen dürfte, erscheint durchaus nicht unwahrscheinlich.

Es erscheint somit höchst gezwungen und unberechtigt, die Centrosomen der somatischen Zellen, trotz ihrer evidenten Formmannig-

faltigkeit in das oben erörterte Schema einzufügen, wie es durch Boveri und viele andere Forscher geschieht.[1] Wenn die Kleinheit der meisten somatischen Zellen eine direkte Widerlegung Boveri's erschwert oder gar unmöglich macht, so bieten manche andere Zellen, namentlich Samenzellen, Pigmentzellen u. a. und auch einige Protozoenarten, einen direkten Beweis gegen die Verallgemeinerung. Es wird wohl der einzig richtige Weg sein, die vorliegenden Formen als solche, ohne etwas zu präjudizieren, zu schildern, umsomehr, als keine bestimmten, oder gar zwingenden physiologischen Vorstellungen an die eine oder andere Form des Centrosomas gebunden erscheinen.

Außer den typischen, vielfach erwähnten Centralkörpern von Flemming, Heidenhain, Ballowitz, Zimmermann (Diplosomen) u. A. haben wir an vielen Samenzellen durch Meves und Korff exquisite, stäbchenförmige, hackenförmige Gebilde kennen gelernt, deren centrosomale Natur sich aus den Vorgängen der Mitose ergibt. Die Diskussion, ob wir es mit Centriolen oder Centrosomen zu tun haben, kann unserer Ansicht nach zu keinen sicheren und verwertbaren Ergebnissen führen. Am eigentümlichsten sind nun die stabförmigen, von Zimmermann beschriebenen Centrosomen in den Pigmentzellen mancher Knochenfische.

Eine interessante Eigentümlichkeit der Centrosomen vieler Spermatiden und auch einiger sonstiger Zellen ist die von Zimmermann entdeckte Centralgeißel. Obwohl der Entdecker dieses Gebildes über die Motilität desselben keinen bestimmten Aufschluß erlangen konnte, dürfte wohl in Anbetracht seiner Bedeutung bei den Spermatiden — wo er zum Achsenfaden des zukünftigen Spermiums wird — seine Bewegungsfähigkeit kaum bezweifelt werden. Nach den übereinstimmunden Ermittlungen von Henneguy und Meves werden die langen Geißeln in den Spermatocyten der Schmetterlinge auch in allen Mitosestadien beibehalten. Die Bedeutung dieses interessanten Befundes für die Auffassung der Funktion des Centrosomas wurde bis jetzt noch nicht gewürdigt, bedarf aber wohl einer eingehenderen Analyse.

Es dürfte wohl am Platze sein, die Punkte anzuführen, welche gegen eine Identifizierung der Diplosomen der Epithelzellen mit Centrosomen zu sprechen scheinen. Abgesehen von der noch immer fehlenden direkten Beweisführung, sind es vor allem die Tatsachen der Histogenese der Flimmerepithelien und die Verhältnisse in den Nebenhodenzellen des Menschen.

Wie sich namentlich an den Zellen der Tela chorioidea der Salamanderlarve nachweisen läßt (Gurwitsch, vgl. S. 64 Fig. 30) entstehen die den Diplosomen täuschend ähnlichen Basalkörper der Cilien ganz vereinzelt und unabhängig in verschiedenen Zellabschnitten, es sind ganz entschieden de novo entstehende Gebilde; in manchen Zellarten entstehen sie sogar nachweisbar in den Knotenpunkten eines wabigen Cutikularsaumes.

Die Vertreter der Centrosomennatur der fraglichen Gebilde, welche ja von der präsumptiven Persistenz der Centrosomen und von der Vermehrung durch Teilung wie von einem unantastbaren Dogma ausgingen, stehen somit vor einer der zwei Alternativen: entweder muß der Kernpunkt ihrer Lehre aufgegeben und eine Neubildung von Centrosomen und zwar einer ganz enormen Anzahl derselben zugegeben werden (was natürlich jede Auffassung derselben, als Teilungsorgane der Zelle ad absurdum treiben muß) oder aber das Zugeständnis gemacht, daß Gebilde, welche den Diplosomen täuschend ähnlich und gar nicht unterscheidbar sind, trotzdem sich nicht als solche erweisen.

[1]) Es sei hier hervorgehoben, daß Boveri die großen von ihm beschriebenen Centrosomen sowohl an ungefärbten Schnitten, wie auch an lebenden Ascarisblastomeren sehen konnte. Vgl. außerdem die analogen Beobachtungen aus Diatomeeren von Bütschli, Lauterborn u. A.

Die zweite, von uns erwähnte Tatsache bezieht sich auf das eigentümliche Verhältnis der Diplosomen (oder wiederum, von denselben nicht unterscheidbarer Gebilde) zu den Sekretionsbüscheln der Nebenhodenepithelien (vgl. Fig. 111). Wie man diese eigentümlichen Umwandlungen mit der kinetischen oder mitotischen Funktion der Diplosomen in Einklang bringen kann, erscheint unbegreiflich.

Von größter Wichtigkeit für unsere Vorstellungen über die Natur des Centrosomas sind die pflanzlichen Objekte. Es ist gewiß in mancher Hinsicht zu bedauern, daß die Erforschung der Karyokinese im Beginn mehr in den Händen der Zoologen lag (abgesehen von den verdienstvollen Untersuchungen von STRASBURGER) und sich daher der Typus des tierischen Centrosomas in unseren Vorstellungen zu tief einwurzelte, um der richtigen Würdigung des völlig abweichen-

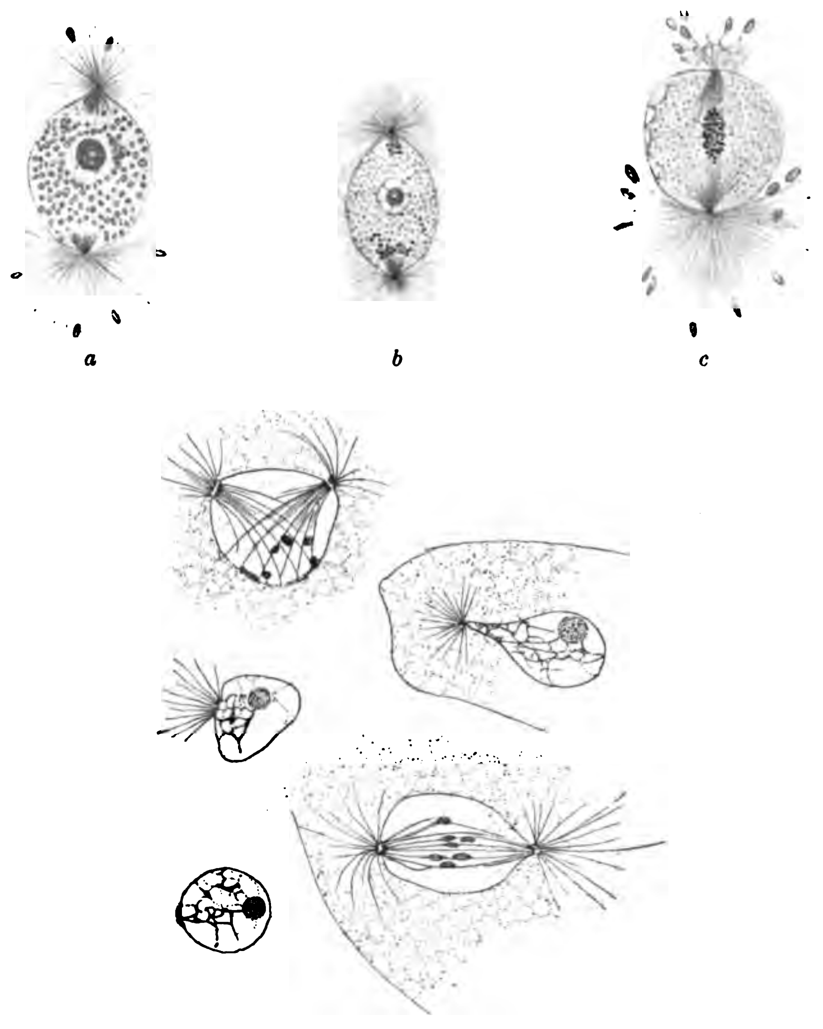


Fig. 207. Pflanzliche Centrosomen.
a—*c* Mitosen bei Stypocaulon (nach SWINGLE '97).
Die übrigen bei Erysiphe (nach HARPER '97).

den Verhaltens der pflanzlichen Mitosen genügend Raum zu lassen. Es war daher auch die botanische Forschung eine Zeitlang im Bann der vorgefaßten Ansicht über Ubiquität der Centrosomen auf falsche Wege geraten (Centrosomen bei Lilium — GUIGNARD).

Es ist im wesentlichen das große Verdienst von STRASBURGER und seinen Schülern: MOTTIER, OSTERHOUT, DEBSKI, die Sachlage so weit geklärt zu haben, daß man mit ziemlicher Sicherheit annehmen darf, daß Centrosomen oder deren Aequivalente nur den Thallophyten und Bryophyten, nicht aber den höheren Pflanzen — den Pteridophyten und Phanerogamen zukommen.

Auch die meisten Tierbiologen mußten sich zu dieser Einsicht bekehren, mit einiger Reserve FLEMMING, ganz rückhaltslos BOVERI.[1])

Die Beweise für diese grundlegende Feststellung werden uns im folgenden zu beschäftigen haben. Wenn wir hier die pflanzlichen Objekte durchnehmen, bei welchen untrügliche typische Centrosomen nachgewiesen wurden, so handelt es sich bis jetzt um eine ziemlich geringe Zahl. Es sind hier FARMER's Angaben über Centrosomen bei Lebermoosen, SWINGLE's Befunde bei Sphacelariaceen, HARPER's bei Erysiphe, STRASBURGER (Fucus), MOTTIER (Dictyota), Diatomeren (BÜTSCHLI und LAUTERBORN) u. e. a. zu nennen.

Das Objekt von HARPER (Erysiphe) zeigt nichts von einem streng gesonderten, abgerundeten Centriol oder Centrosoma, wie wir es vielfach bei tierischen und auch pflanzlichen Zellen zu sehen gewohnt sind. Es ist vielmehr eine mehr oder weniger regelmäßige, dem Kern ansitzende Kappe, die auch im Ruhestadium der Zelle, ohne Strahlung erkennbar ist, und von den botanischen Autoren (HARPER, STRASBURGER) als aus Kinoplasma bestehend, aufgefaßt wird.

Sehr scharf individualisiert erscheint dagegen das Centrosoma bei den Sphacelariaceen (Stypocaulon, Halopterus — SWINGLE, bei Fucus (STASBURGER), Dictyota — MOTTIER). In all diesen Fällen erscheinen die Centrosomen als kurze keulen- oder hantelförmige Gebilde von sehr geringen Dimensionen. In einigen Objekten, wie Dictyota, ist die Centrierung der Plasmastrahlen auf die angeschwollenen Enden des Stäbchens sehr deutlich erkennbar. Für die Sphacelariaceen lässt sich die Kontinuität der Centrosomengenerationen und ihr Fortbestehen in der Zellruhe mit genügender Sicherheit nachweisen.

Eine koncentrische Schichtung oder sonstige Differenzierung der pflanzlichen Centrosomen ist bis jetzt nicht beobachtet worden, was allerdings in Anbetracht der sehr geringen Dimensionen der Objekte im positiven Sinne kaum verwertet werden dürfte. Wichtig ist dagegen die Tatsache, daß die Centrosomen in allen Stadien der Mitose, soweit man beurteilen kann, dieselbe Größe beibehalten, was allerdings für ihre Auffassung als Centriolen und nicht Centrosomen (im Sinne BOVERI's) spricht.

Von ausschlaggebender Bedeutung scheint die Beziehung der Centrosomen zum Kern bei sämtlichen pflanzlichen Objekten zu sein. Die Centrosomen stehen stets, in allen Phasen der Karyokinese in Berührung mit der Kernwand: abgesehen von der Polstrahlung müssen somit alle Elemente der achromatischen Figur nukleären Ursprunges sein. Von besonderem Interesse sind die schnabelförmigen Fortsätze der betreffenden Kernabschnitte, welche auf den intimen

[1]) Ueber einen speziellen strittigen Punkt in den Pollenzellen (s. u. S. 312).

funktionellen Zusammenhang des Kernes mit dem Centrosoma, eventuell dem Kinoplasma hindeuten.

Eine viel umstrittene Frage bieten die von mehreren Autoren in den spermatogenen Zellen der höheren Pflanzen beschriebenen Gebilde, die von einigen Autoren (Hirasé, Ikeno, Belajeff) für echte Centrosomen angesprochen, von Webber und Strasburger für Cilienbildner (Blepharoplasten — Webber) gehalten werden. In den sog.

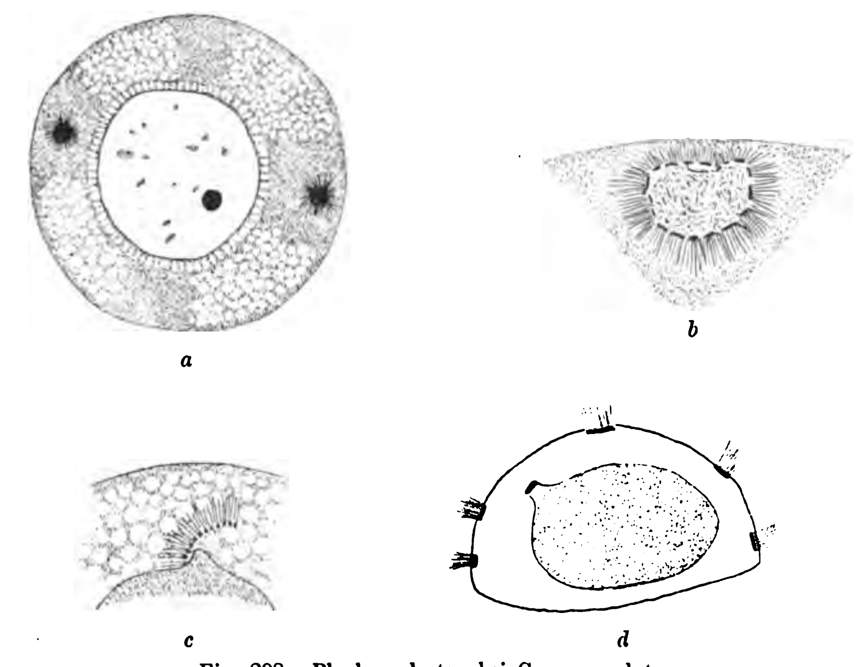


Fig. 208. Blepharoplasten bei Cycas revoluta.
a Centrosomaähnliche Blepharoplasten in den Vorstadien der zweiten Reifungsteilung. *b, c, d* Verwandlung des Blepharoplasten in das Flimmerbändchen der Spermatide. *d* Das spiralige Band mehrmals getroffen. Zusammenhang mit dem Kern. (Nach Ikeno '98.)

Körperzellen des Pollenkornes entstehen kurz vor der Teilung derselben zwei stark färbbare Körper, die sich an die entgegengesetzten Pole der Zelle, in die Richtung der zukünftigen Spindel begeben und sich von einer Plasmastrahlung umgeben. Ihre Beteiligung bei dem eigentlichen mitotischen Vorgange ist immerhin fraglich; recht eigentümlich ist ihr schließlicher Zerfall in kleine cilienbildende Körnchen, welche ein langes spirales flimmerndes Band um das Spermatozoid hervorgehen lassen.

Die Einwände, welche von Strasburger und Webber gegen die Deutung dieser Gebilde als Centrosomen erhoben wurden, sind sehr schwerwiegender Natur. Centrosomen lassen sich in den betreffenden Pflanzen, in keiner sonstigen Körperzelle nachweisen. Die vergängliche Natur des Blepharoplasten (im Gegensatze zu seinem angeblichen Aequivalente, dem Mittelstücke des tierischen Spermatozoon) ergibt sich übrigens aus den Vorgängen der Befruchtung.[1]) Viel be-

[1]) Bei welcher das Cilienband abgestoßen wird und vollständig degeneriert.

rechtigter ist daher die Auffassung von den letztgenannten Autoren, namentlich von STRASBURGER, welcher in dem Blepharoplasten eine Anhäufung des Kinoplasmas erblickt, welches auch sonst als spezielle Knospe oder Polster an der Basis der Cilien der Schwärensporen von ihnen beschrieben wurde (vgl. analoge Gebilde in Flimmerzellen — Kap. II S. 68 Fig. 35).

C. Theorie der Mitose.

Für die mitotischen Vorgänge gilt wohl am ehesten der Satz, daß man darüber ins Klare kommen muß, was man erklären will, bevor man an die Erklärung heranschreitet. In der Tat, wenn man z. B. das Hauptergebnis der Karyokinese, die in der Regel äquale Teilung des Chromatins und auch des ganzen Zelleibes ins Auge faßt, so ist eine Erklärung für das Zustandekommen der ersteren in den komplizierten und wunderbar regelmäßigen Bildern der einzelnen mitotischen Vorgänge gegeben.

Wenn man dagegen die Einzelvorgänge der Mitose aus den Zellstrukturen ableiten oder erklären will, so sind jedesmal zwei verschiedene Fragen zu beantworten: 1. welche Ursache bedingt das Auftreten eines bestimmten Vorganges und 2. vermöge welcher Eigenschaften des gegebenen Zellbestandteiles der betreffende Vorgang sich in bestimmter Weise gestaltet. Da, wie leicht zu ersehen, die Tragweite jedes Faktors von Fall zu Fall variieren kann und nicht a priori zu ermessen ist, so ist es ein vergebliches Beginnen, eine einzige Ursache für einen Komplex heterogener Einzelerscheinungen, wie es die Mitose ist, zu suchen. Es werden vielmehr ebensoviele einzeln zu erklärende Momente da sein, als wir verschiedene Geschehensarten oder Substrate kennen. Wenn man überhaupt zwei Einzelvorgänge der Mitose, z. B. Turgorzunahme der Zelle und Teilung des Centrosomas, miteinander in Beziehung setzen oder gar auf eine gemeinsame Ursache zurückführen will, so braucht weder an ein ursächliches Verhältnis des einen in Bezug auf das andere noch an zwei verschiedene Aeußerungen einer einzigen „Kraft" gedacht werden. Es können vielmehr ganz allgemeine Korrelationen der Einzeleigenschaften oder Einzelteile in der Zelle etwa derart existieren, daß z. B. ein gewisser Vorgang im Centrosom durch eine Verflüssigung des Plasmas ausgelöst werden kann usw. Um es kurz zu fassen: eine eventuell aufgefundene Ursache für das Auseinanderweichen der Centrosomen braucht noch durchaus nicht auch als Ursache für das Auftreten der Strahlungen oder der Umwandlungen im Kern usw. zu gelten. Ebensowenig, wie das Nebeneinanderentstehen mehrerer Prozesse auf eine für alle gemeinsame Ursache hindeutet, ist aus dem Nacheinanderfolgen derselben ein wirklicher kausaler Nexus zu konstruieren.

Nun sind uns aber viele wertvolle Tatsachen bekannt geworden, welche ein gewisses Licht auf die gegenseitige Abhängigkeit der Einzeletappen bei der Mitose werfen. Man dürfte z. B. als feststehend erachten, daß nach der Kernteilung ohne Furchung (ätherisierte Echinodermeneier, HERTWIG, WILSON, BOVERI u. A.) ein simultaner Zerfall des Eies in eine, der Kernzahl entsprechende Zellenzahl erfolgt, daß somit die Furchung von der Anwesenheit eines Kernes abhängt; wir werden aber daraus nur schließen können, daß der Kern zu den notwendigen Vorbedingungen der Zellteilung gehört, nicht jedoch in demselben eine Ursache für die letztere finden können. Der Vorgang der Furchung, also z. B. der Zelldurchschnürung, wird einzig und

allein aus den Eigenschaften desjenigen Substrates verstanden werden müssen, in welchen sich die betreffende Veränderung abspielt.

Wenn wir, von diesem Grundsatze geleitet, die Hauptpunkte der mitotischen Vorgänge an uns vorübergehen lassen, so werden uns natürlich vornehmlich diejenigen Prozesse interessieren, welche beim Zustandekommen des Hauptergebnisses der mitotischen Teilung, einer genauen Halbierung der Zelle, nie fehlen dürfen und daher mit Recht als die eigentlichen erzeugenden Faktoren derselben gelten können. Die spezielle Formmannigfaltigkeit der mitotischen Figuren in unserer Betrachtung gleichmäßig zu berücksichtigen, hieße eigentlich das Ziel derselben verfehlen; in gleicher Weise, wie wir bei Betrachtung physiologischer Probleme von der speziellen morphologischen Ausgestaltung eines Organes um so leichter abstratieren, als wir an dem Fehlen derselben bei einem analog funktionierenden

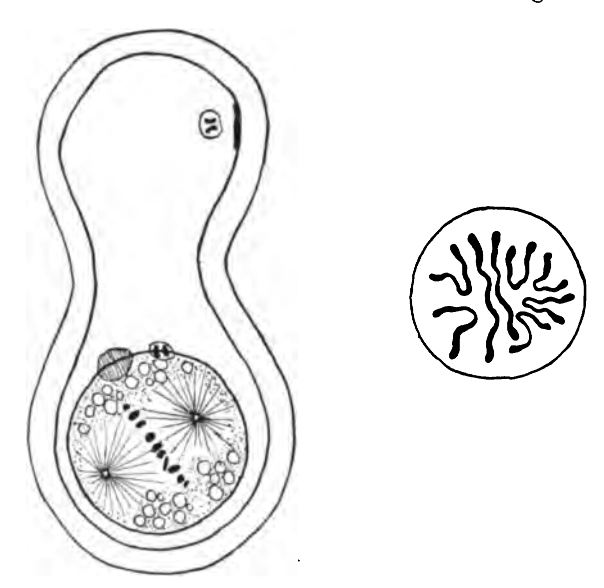


Fig. 209. Ein, durch Verschmelzung aus 2 Eiern entstandenes Riesenei von Ascaris mit 8 Kernschleifen in der Mitose. (Nach z. STRASSEN '96.)

Organe einer anderen Spezies, seine Belanglosigkeit erkennen, dürfen wir auch mit den speziellen Ausgestaltungen der mitotischen Figur verfahren.

Wenn wir daher die einzelnen Bestandteile derselben, so wie die einzelnen Etappen ausschließlich nach der Allgemeinheit ihres Vorkommens bewerten, so ergibt sich für dieselben folgendes: ausnahmslos konstant ist die Anordnung des Chromatins in einzelne unabhängige Chromosomen mit einer für die Spezies typischen Zahl; ebenso konstant ist aber nur noch die Längsfaserung und die Aufhellung des karyokinetischen Feldes. Wenn man somit aus der, gewiß berechtigten Voraussetzung ausgeht, daß die Eigenschaften sämtlicher Zellen in Bezug auf ihre Fähigkeit sich mitotisch zu teilen, im Prinzip übereinstimmen, so müssen die zwei angeführten Konstanten streng genommen bei der Erklärung einzig in Betracht kommen.

Nun hat man jeden Grund anzunehmen, daß das Endziel der Mitose die gleichmäßige Verteilung des Chromatins ist, daß die achromatische Figur die Mittel oder Wege dazu liefert.

Die zu lösenden Fragen wären demnach: Durch welche Eigenschaften

des Kernes wird das Chromatin in eine stets konstante Anzahl von Einzelsegmenten zerlegt? Wodurch werden die Segmente der Länge nach gespalten? Was verursacht die parallelfaserige Anordnung der achromatischen Figur? Vermöge welcher Eigenschaften vermag letztere die Chromosomen in der bekannten Weise zu verteilen?

Die erste Frage wird wohl noch lange unbeantwortet bleiben, eben weil das Wesen des Vorganges jede Variation ausschließt, die uns in der Regel das beste Naturexperiment liefert. Es läßt sich nur das eine nachweisen, was allerdings von bedeutendem Interesse ist: der Vorgang der Chromatinsegmentierung ist, im Gegensatz zu den meisten anderen theleologischen Prozessen, nicht regulierbar; wenn man ein in der Regel zu befruchtendes Ei zur künstlichen Parthenogenese anregt, so beträgt die Zahl der Chromosomen nur die Hälfte der normalen, da das Spermachromatin fehlt; [1]) und umgekehrt: bei künstlicher Verschmelzung zweier oder mehrerer Eier (Ascaris — z. STRASSEN), weist das neu entstandene Individuum in sämtlichen Zellgenerationen die entsprechende Summe der Chromosomen (also z. B. 8, 12 statt 4 bei Ascaris) auf (Fig. 209).

Diese Tatsache ist um so auffallender, als die Gesamtmenge des Chromatins ganz enormen Schwankungen unterworfen sein kann, wie es die Beispiele von BOVERI mit Chromatinreduktion bei Ascaris in den Somatischen Furchungszellen und das Keimbläschen der Selachier (RÜCKERT) und Amphibien (BORN, CARNOY u. LEBRUN u. A.) zeigen. Die Schlüsse, die man über den Grund oder die Zwecke dieser merkwürdigen Konstanz der Zahl der Individuen, trotz aller Schwankungen der Größe aufstellen mag, berühren selbstverständlich nicht die Frage über die Art und Weise des Zustandekommens der Segmentierung, über seinen Mechanismus, für welchen wir aus uns bekannten Kernstrukturen keine Erklärung ableiten können.

Die Feststellungen über den zweiten kardinalen Vorgang der Chromatinverteilung — die Längsspaltung der Chromatinfäden — sind auch vorwiegend negativer Natur, indem sie im wesentlichen nur das wichtige Ergebnis zutage fördern, daß die Längsspaltung ein selbständiger Lebensvorgang des Chromatins ist und keinesfalls auf eine Traktion seitens der Zugfasern der Spindel beruhen kann, wie man es nach den älteren Angaben über Vorgänge bei Ascaris schließen könnte. Die Längsspaltung ist in der Tat zuweilen gar nicht als solche aufzufassen, da es sich nicht unbedingt um einen Vorgang an einem kompakten, geformten Faden handelt, sondern vielfach, namentlich in den Ei- und Samenzellen, um eine entsprechende Anordnung und Zusammenfügen der kleinsten Chromatinpartikel und Bröckchen zu ganz losen Streifen handelt; diese parallele Anordnung kann unter Umständen sehr frühzeitig eintreten (HÄCKER). Welcher Art die Faktoren und Momente sind, die nun ordnend auf die zunächst so losen und unregelmäßigen Chromatinanhäufungen einwirken und zu höchst typischen und regelmäßigen Tetradengruppen führen, bleibt vorläufig ganz unbekannt (vgl. Fig. 153).

Wir müssen somit als Ergebnis unserer Betrachtung uns in die Erkenntnis fügen, daß die Lebensvorgänge des Chromatins aus bestimmten Struktureigentümlichkeiten unter Hinzufügen einer bekannten oder noch unbekannten mechanischen Kraft noch nicht ableitbar sind.

Wir können aber vielleicht schon heute etwas tiefer in den Mechanismus der Entstehung der achromatischen Figur eindringen; die geradezu bewältigende Formmannigfaltigkeit derselben dürfte uns auch viel eher Anhaltspunkte zu diesen Betrachtungen bieten.

Es sind hier zunächst zwei Probleme auseinanderzuhalten: die Frage, wie und wodurch die faserigen Elemente jeweilen differenziert oder gebildet werden, und dann unabhängig davon, die Erforschung der richtenden und orientierenden Faktoren.

---

[1]) Die entgegengesetzte Angabe von J. DELAGE für Echinodermeneier scheint nach BOVERI auf einer irrtümlichen Zählung der normalen zu beruhen.

Eine Reihe von Forschern sucht auf verschiedenen Wegen den Schwierigkeiten der ersten Frage zu entgehen, indem sie die Existenz des entsprechenden Bildungsprozesses in Abrede stellen, die betreffenden Strukturen für konstant erklären.

Am konsequentesten wurde diese Ansicht von RABL, M. HEIDENHAIN und KOSTANECKI vertreten (s. o.). Das wesentliche der genannten Theorien für die uns interessierenden Fragen liegt u. a. auch darin, daß auch das zweite Problem gewissermaßen aus dem Wege geschafft wird — da sowohl Persistenz als auch ständige Orientierung der Fibrillen auf das Centrosoma als Voraussetzung gilt.

Wie sehr diese Aufstellungen der tatsächlichen Begründung entbehren, oder sogar derselben widersprechen, braucht wohl kaum erst hervorgehoben zu werden. Es ist wirklich als ein verhängnisvoller Umstand zu betrachten, daß die Objekte der genannten Forscher in ihrer speziellen hohen Ausbildung des Centrosomas und des Radiensystems zu solch' weitgehenden Verallgemeinerungen geeignet waren; es ist kaum anders zu erklären, wie die Gesamtheit der anderen tierischen und namentlich pflanzlichen Objekten, die ja jeden Gedanken an eine Centrierung direkt unmöglich machen, bei der Aufstellung der betreffenden Theorie übersehen werden konnte! Wenn auch M. HEIDENHAIN in richtiger Erkenntnis der Unmöglichkeit für alle Zellarten ein persistierendes Radiensystem anzunehmen, „um diese heikle Frage herumkommt, da sie zu viel des Rätselvollen in sich birgt", so scheint er an dem ständigen Vorkommen der Centrierung der einmal aufgetauchten Radien gar nicht zu zweifeln.

Wir haben auch gesehen, daß für eine zweite Reihe von Forschern die erste Frage, — die Differenzierung der Plasmastrahlen aus anderen Gründen wegfällt, indem sie, wie BÜTSCHLI, ERLANGER, RHUMBLER u. A. die Existenz von solchen völlig in Abrede stellen und nur für einen optischen Ausdruck von gedehnten Wabenreihen erklären. Die Einseitigkeit auch dieses Standpunktes wurde bereits im Kap. IX A hervorgehoben.

Es bleibt nun die von FLEMMING, CARNOY und seiner Schule, zum Teil von MEVES u. A. vertretene Ansicht, nach welcher die Strahlungen durch allmähliche Umorientierung des Reticulums unter dem Einfluß von Centren vor sich geht (vgl. S. 287). Es unterliegt jedoch keinem Zweifel mehr, daß eine tatsächliche Neubildung der Strahlen vorkommt und daß somit das Problem wirklich existiert. Die, an die Lösung derselben geknüpften Vorstellungen wurden im Kap. IX A erörtert.

Das Problem der Orientierung oder Centrierung der Plasmastrahlen zu der typischen achromatischen Figur bietet ungezählte Schwierigkeiten.

Das Hineinziehen des Centrosomas oder überhaupt eines centralen Gebildes als eines bei dem Mechanismus wirksamen Faktors kann unmöglich einen Anspruch auf Allgemeingültigkeit erheben, da in vielen Fällen nicht nur jede polare Differenzierung fehlt, sondern auch ein virtuelles Zusammentreten der Spindelfasern ausgeschlossen erscheint. Es wäre jedoch andererseits beinahe absurd, in den Fällen, wo das Centrosoma zur hohen Ausbildung gelangt und in offenbarsten Beziehungen zur achromatischen Figur steht, ihm jede ordnende oder orientierende Funktion abzusprechen. Soll man nun auf eine einheitliche Erklärung verzichten müssen und grundverschiedene Faktoren in centrierten und nicht centrierten mitotischen Figuren erblicken? Oder ist vielmehr ein höheres verbindendes Prinzip denkbar, dessen verschiedene Anwendungen die beiden Hauptgruppen der mitotischen Figuren wären? Die Frage wird nur bei näherem Eingehen in die vorliegenden Tatsachen, keinesfalls a priori entscheidbar sein.

Das Gemeinsame wird wohl schließlich stets in dem erstrebten Endresultate, in der Zweipoligkeit der fertigen mitotischen Figur liegen, welche ja als Regel gelten darf.

Man könnte somit an eine periodisch in der Zelle auftauchende Energieart denken, welche polare Gegensätze oder Potentialdifferenzen zu erzeugen vermag. Dieses Potentialgefälle kann ein schroffes oder mehr allmähliches sein; die Intensität der betreffenden Energie mehr oder weniger diffus oder auf einige cirkumskripte Leiter konzentriert gedacht werden. Es wäre z. B. erlaubt, nach Analogie mit einem elektrostatischen Felde, in gewissen Zellbezirken (Centrosomen, Polplatten oder sonstigen Spindelspitzen) isolierte Konduktoren zu erblicken, welche in einem dielektrischen Medium, dem Zelleibe, liegen.

Diese Vorstellungen, welche in ihrer allgemeinsten Fassung sicher zulässig erscheinen und wohl als gemeinsame Grundlage für alle „dynamischen" Theorien der Mitose aufgefaßt werden dürften, müssen ihren Inhalt und Wert erst in ihrer Anwendbarkeit auf den wirklichen Ablauf der verschiedenen Vorgänge der Spindelbildung und Spindelfunktion erlangen.

Es ist zunächst zu betonen, daß der, man möchte sagen, denknotwendigen Einheitlichkeit der Teilungsvorgänge in sämtlichen Zellarten, durch diese Vorstellung völlig genüge getan würde. Man stößt auf keinerlei Schwierigkeiten und sagt keine

Ungereimtheiten, wenn man das polar angesammelte (gleichnamige oder ungleichnamige bleibt dahingestellt) Quantum einer vielleicht spezifischen „karyokinetischen" vielleicht einer anderen, bekannten Energie, sich in verschiedenen Fällen verschieden umwandeln läßt. Einige Beispiele mögen das Gesagte verdeutlichen. Das Centrosoma übt nach der Annahme von Bütschli und Rhumbler eine Zugwirkung auf das umgebende plasmatische Wabenwerk aus, indem es letzterem Wasser entzieht und chemisch bindet (daber stark aufquillt) (s. u.). Da dem Centrosoma diese Eigenschaft periodisch wiederkehrt, muß selbstverständlich eine jeweilige Zustandänderung desselben im Grunde der Erscheinung liegen; wir können z. B. an ein osmotisches System denken, welches je nach der molekulären Zusammensetzung des Centroplasmas stärker oder schwächer wirkt. Es dürften somit in diesen Fällen chemische Umsätze oder chemische Energie bei dem Vorgange der Spindelbildung im Spiele sein; ob diese Umsätze sich in den Centren häufen und auf dieselben beschränken, oder vielmehr Produkt der gesamten Zelltätigkeit sind, bleibe zunächst dahingestellt.

Nun kennen wir andererseits Fälle, wie die von Mc Farland und Boveri an Dialula, von Coe (Cerebratulus) u. a., wo wir nach dem heutigen Stand unseres Wissens genötigt sind, an eine Tätigkeit des Centrosomas zu denken, die dem Begriffe eines Krystallisationscentrums am nächsten käme.

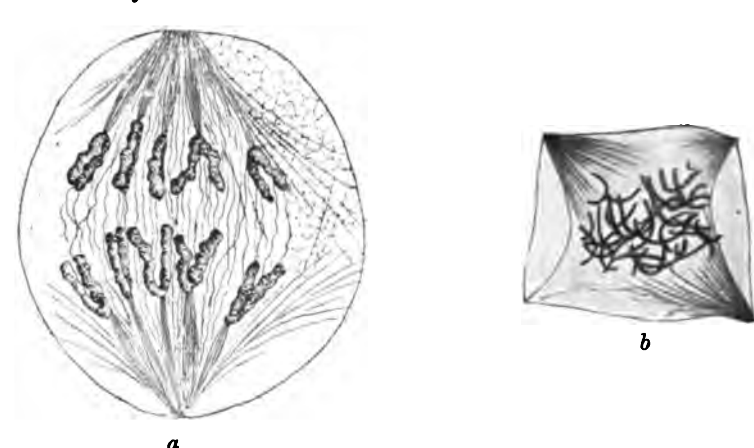


Fig. 210. *a* Pollenzelle von Lilium (nach Mottier '97). *b* Charazelle (nach Debski '97).

Da es sich auch in diesem Falle schließlich um eine Art chemischen Prozesses oder Umwandlung handelt, läßt sich die neue Wirkungsweise des Centrosomas ziemlich zwanglos in die erste einfügen.

Die supponierte Einheitlichkeit bliebe somit in diesem Beispiele vorderhand gewahrt.

Die abweichenden Formen der mitotischen Figur, welche trotz ihrer Verschiedenheiten als gemeinsames Merkmal entweder distinkte Polplatten aufweisen, oder zum mindesten solche nicht unmöglich erscheinen lassen, bieten im allgemeinen keinerlei unüberwindliche Schwierigkeit für die oben angedeuteten, fast allgemein anerkannten Gesichtspunkte, deren genauere Ausführung im weiteren folgt.

Wenn wir auch abgestutzte Spindeln, ohne differenzierte Polbildungen finden, so ist ja noch immerhin ein virtuelles Zusammentreffen derselben in einem Punkte oder Bezirke der Zelle möglich, welcher sich morphologisch vom benachbarten Plasma zwar nicht abhebt, aber dennoch Sitz der oben angedeuteten Kräfte sein könnte.

Ganz anders geartete Schwierigkeiten werden uns jedoch von den Mitosevorgängen bei höheren Pflanzen und manchen pathologischen Gewebe geboten. Das Hauptmoment liegt in der Tatsache, daß die Spindelelemente in ganz regelloser Anordnung und Gruppierung im Cytoplasma und Kern zerstreut auftreten, bei ihrer allmählichen bipolaren Orientierung dagegen, richtende Centren, sei es in Gestalt von sichtbaren polaren Differenzierungen, sei es als morphologisch nicht differenzierte Bezirke mit bestimmten Energiespannungen, unmöglich erscheinen. Die Entstehung und Aenderung der Spindeln bieten in der Tat einige Eigentümlichkeiten, welche diesen Schluß unabweisbar machen. Die Spindeln reichen vielfach bis an die Zelloberflächen, sind mit der sog. Hautschicht direkt verwachsen Fig. 210a (Strasburger u. A.),

oder, was noch eigentümlicher erscheint, die Gesamtheit des plasmatischen Zelleibes wird in eine Spindel umgewandelt (Chara, Debski Fig. 210b). Wie tiefgreifend die Differenz beider Typen ist, ist ja evident.

Die mitotischen Figuren mit wirklichen oder virtuellen polaren Punkten konnten als unter der Herrschaft centraler Kräfte stehend oder entstehend gedacht werden; solche centrale Kräfte erscheinen jedoch als aus räumlichen Verhältnissen ausgeschlossen bei dem pflanzlichen „Kormophytentypus" (und bei vielen tierischen pathologischen Mitosen) (Mottier).

Wenn man sich eine gewisse Vorstellung über die Art der, bei der allmählichen zweipoligen Umgestaltung der mehrpoligen Spindel tätiger Faktoren (Fig. 186) bilden will, so dürften vielleicht die Vorgänge des „Umkrystallisierens" am ehesten dem Tatbestande entsprechen. Der Begriff und Mechanismus des „Umkrystallisierens" schließt in der Tat jede Vorstellung eines durch centrale Kräfte beherrschten Substrates aus, schreibt vielmehr jedem Bauelemente gewisse Polaritäten oder Verhältnisse zu bestimmten Achsen zu.

Wenn wir somit von unserem Ausgangspunkte, der Suche nach einem einheitlichen, für die Gesamtheit der mitotischen Figuren geltenden Prinzipe, die pflanzlichen Typen mit den „polar differenzierten" zusammenzustellen versuchen, so dürfte vielleicht die Gemeinschaft in einer folgenden Verfassung der zur Teilung sich anschickenden Zelle liegen. Es kommt periodisch innerhalb der Zelle zu einer eigentümlichen Verteilung einer gewissen, nicht näher definierten Energie. Entweder ist es ein Potentialgefälle mit einem Maximum und Minimum, oder zwei Centralpunkte mit gewissen Potentialen mit entgegengesetzten Vorzeichen. Ist das Gefälle kontinuierlich, so ist die Polarität der jungen Zelle etwa einem Krystall vergleichbar; sind lokalisierte Energieanhäufungen in einem nicht leitenden Medium vorhanden, (Centrosomen im Gegensatz zum Cytoplasma) so haben wir das, was man Centralkräfte nennen kann.

Bevor wir auf die speziellen Energieumsätze, die sich in verschiedenen Zellenarten geltend machen, eingehen, wollen wir eine weitere Frage zu beantworten versuchen, die von enormer Wichtigkeit für das weitere werden muß: ist es ohne weiteres selbstverständlich und unbedingt notwendig, daß dieselbe Energie die Strahlen erzeugt und dann vermittelst der Strahlen Arbeit leistet? Wenn man z. B. die Entstehung der Strahlen oder einer bestimmten Gruppe derselben als Zugtrajektorien nachweisen kann, so muß denn unbedingt auch das Intätigkeittreten der Strahlen sich in der von Centrosoma ausgehenden Zugwirkung äußern? Die Frage, welche von den meisten Vertretern der „dynamischen" Theorie der Mitose ohne jegliches Zögern im positiven Sinne beantwortet wird, bedarf entschieden einer objektiven Betrachtung. Es ist durchaus unbewiesen oder sogar nicht zutreffend, daß die Strahlen sich stets nur im tätigen Zustande befinden; abgesehen von der so häufig beobachteten Schlängelung derselben (was bei einer Zugtätigkeit unmöglich wäre), spricht u. A. auch die von allen Beobachtern geschilderte Ruhepause im Stadium des Muttersternes für eine teilweise Sistierung der Beanspruchung der Strahlung. Wenn man sich auch auf den Standpunkt von Bütschli und Rhumbler stellt, so folgt trotzdem, wie Rhumbler selbst hervorhebt, aus der Plastizität des Plasmas, daß die durch Zug deformierten (in Strahlenzüge umgewandelten, Ref.) „Schaumpartien infolge des Minimalflächengesetzes sich derart umstellen, daß sie nicht mehr elastisch in die frühere Lage zurückzukehren trachten, sondern plastisch . . . die vom Zug oder Druck erhaltenen Deformationen längere Zeit beibehalten".

Nun ist es sehr wohl denkbar und sogar wahrscheinlich, daß sich diese Dehnungskurven durch irgendwelche Differenzierungsvorgänge (z. B. Verdichtung, teilweise Gerinnung usw.) zu autonomen, relativ haltbaren Gebilden umgestalten, mit deren neu erworbenen Eigenschaften wir von nun an zu rechnen haben. Fast selbstverständlich erscheint diese Annahme für die Strahlenentstehung die nach Boveri u. A.[1]) mit einer Neudifferen-

[1]) A. Fischer konnte den Nachweis erbringen, daß ziemlich regelmäßige fein

zierung als eine Art Herauskrystallisieren einhergeht. Wenn das Centrosoma oder sein Aequivalent bei der Strahlenbildung in einer bestimmten Weise tätig waren, so folgt daraus noch nichts über die Betätigung des centralen Organes bei den sich nun in den einmal differenzierten Strahlen abspielenden Vorgängen.

Wir dürfen somit sagen, daß die Vorstellungen und Ermittlungen über die Entstehungsweise der Strahlungen für ihre Funktionsweise durchaus nicht bindend sein können. Heterogeneität der Bildungsweise der Strahlen oder der Spindel dürfte sich daher sehr wohl mit voller Analogie der Funktion verbinden. Wenn wir somit auf den interessanten Erklärungsversuch v. BÜTSCHLI und RHUMBLER über die Entstehung der Strahlungen eingehen, so wollen wir diese Frage ganz unabhängig von der Arbeit der Strahlen bei der Kern- und Zellteilung behandeln.

Es ist zuerst BÜTSCHLI gelungen, durch eine fein ersonnene Versuchsanordnung eine sehr treffende Nachahmung der Spindelfigur und Polstrahlung zu erzeugen; von der Beobachtung ausgehend, daß die Centrosomen oder Sphären während der Mitose bedeutend an Volumen zunehmen, hat er die Vermutung ausgesprochen, daß sie durch Wasserentziehung auf die Wabenwände (Hyaloplasma) einen Zug ausüben und dadurch die Waben in strahlenförmige Reihen umgestalten; abgesehen von den Versuchen, den wabigen Bau der mitotischen Figur nachzuweisen (auch ERLANGER), ließ nun BÜTSCHLI kleine in Gelatinelösung eingeschlossene Luftblasen schnell erkalten und durch Volumabnahme einen Zug auf die Peripherie ausüben; die Figuren in der mit Chromsäure wabig gefällten Gelatine waren nun in der Tat einer achromatischen Figur täuschend ähnlich und was besonders wichtig erscheinen mag, von den Dimensionen einer wirklichen Mitose mittlerer Größe; dadurch war der Beweis erbracht, daß eine centrale Zugwirkung in einem zähflüssigen Medium tatsächlich die gewünschte Wirkung erzeugen kann; einem wirklichen Quellungsvorgang des Centrosomas im Modell nachzukommen blieb allerdings unmöglich. RHUMBLER hat es nun versucht die Gedanken von BÜTSCHLI des näheren auszuführen, indem er aus den physikalischen Eigenschaften des verdichteten Hyaloplasmas (Wabenwände) eine Zugwirkung auf das distal gelegene wasserreiche Hyaloplasma und daraus die Strahlenbildung ableitete; er konnte aus demselben Prinzip auch die centripetale Wanderung oder Abstoßung aller deutoplasmatischen Einschlüsse, die Entstehung des sog. BÜTSCHLI'schen Raumes [1]) und m. a. folgern, worin ihm die an lebenden und fixierten Objekten beobachteten Tatsachen in weitgehendem Maße Recht geben. Besonders lehrreich sind in dieser Hinsicht die schönen Versuche von FISCHEL mit vitaler Färbung der lebenden Echinodermeneier; es färben sich mit Neutralrot gewisse Sorten von Plasmakörnchen, deren centripetale und centrifugale Wanderungen während der mitotischen Vorgänge ganz den Voraussetzungen der Theorie von BÜTSCHLI und RHUMBLER entsprechen.

Gegen die Beweisführungen von BÜTSCHLI und RHUMBLER lassen sich jedoch gewichtige Bedenken geltend machen, die geeignet sind die Bedeutung derselben in

---

Strahlungen als Gerinnungserscheinungen in Eiweißlösungen auftreten können. MATHEWS macht auf die feinen, strahlenförmigen Gerinnungserscheinungen des Fibrins aufmerksam und legt die Möglichkeit einer formentativen Tätigkeit des Centrosomas nahe.

[1]) Als BÜTSCHLI'scher Raum wird von RHUMBLER in einer ausgebildeten achromatischen Figur die faserfreie Ringzone im Aequator der Centralspindel, zwischen letzterer und der Mantelstrahlen bezeichnet.

einem etwas anderem Lichte erscheinen zu lassen. Es ist hervorzuheben, daß die Nachahmungen an Gelatinespindeln von BÜTSCHLI einem tatsächlichen unleugbaren Zuge des Schaumes durch Verkleinerung der Luftblase entsprechen, daß jedoch bei analoger Zugwirkung des Centrosomas BÜTSCHLI und namentlich RHUMBLER, die Verkleinerung der in der Nähe des Centrums gelegenen Waben nicht als erzeugenden Faktor, sondern als Folge von Attraktionswirkung hinstellen und somit ganz unvergleichbare Dinge zusammenwerfen.

Wenn man genauer die Argumentationen von RHUMBLER analysiert, welche in diesem Punkte mit BÜTSCHLI übereinstimmen, so ergibt sich folgendes: entsprechend dem Oberflächendruckgefälle strömt das Hyaloplasma von der Peripherie gegen die Sphäre und es werden dadurch Plasmastraßen mit der Konfiguration der Strahlen entstehen. Läßt sich aber dieser Strom irgendwie mit einem entsprechenden Zug identifizieren? keinesfalls. Die Strömung der Flüssigkeit wird natürlich bis zum Ausgleich des Druckgefälles andauern und darin wird ihre Arbeitsleistung bestehen.

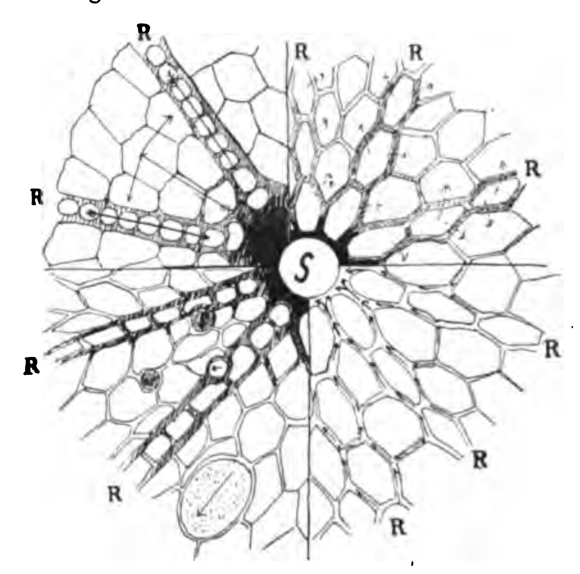


Fig. 211. Schema der Entstehung von Strahlung durch Verdichtung der Hyaloplasmawände (durch Schwärzung des verdichteten Hyaloplasma ausgedrückt). Rechts unten: die erste Andeutung der Strahlen (*R*) und Andeutung des Stromes des Hyaloplasmas gegen die Sphäre. Rechts oben: diffusioneller Austritt des Enchylemmas aus den verdichteten Waben und infolgedessen Dehnung der zwischen den Radien gelegenen Waben (links oben). Links unten: Centrifugales Ausweichen der deutoplasmatischen Einschlüsse. (Nach RHUMBLER '903.)

Daß eine Flüssigkeitsströmung einen Zug erzeugen könnte, widerspricht ja an und für sich dem Begriffe der Flüssigkeit und ist nur als Aspiration unter speziellen Bedingungen und großer Geschwingigkeit denkbar, was beides im gegebenen Falle ausgeschlossen erscheint. Die Zugwirkung einer Flüssigkeitslamelle wird nur durch die Oberflächenspannung der „Oberflächenhäutchen" erzeugt und ist ihrer Ausdehnung proportional; letztere wird jedoch bei der Strahlenbildung eher geringer, als größer, kann somit auch nicht zur gewünschten Leistung beitragen; wenn einmal eine Flüssigkeitslamelle überhaupt möglich, d. h. stabil ist, ist ihre Dicke für ihre Spannung natürlich völlig irrelevant, die inneren Strömungen innerhalb derselben können somit keinen Zug zur Folge haben. [1])

In den BÜTSCHLI'schen Schäumen liegen bei ihrer Erstarrung natürlich die Verhältnisse insofern anders, als der von der verkleinerten Blase ausgehende Zug die Wabenwände in ihrer Totalität, somit auch die Oberflächenhäutchen trifft.

[1]) In einer früheren Abhandlung (96) wurden zwar von RHUMBLER diese Eigenschaften der Flüssigkeitslamellen gewürdigt, in seinem späteren Erklärungsversuche ('903) jedoch die sich daraus ergebenden Konsequenzen nicht gezogen.

Solange somit die BÜTSCHLI'schen Strahlenfiguren aus flüssigen Lamellen bestehen, muß das tätige Centrum zur Erzeugung einer Zugwirkung, einen Zug auf die Oberflächen selbst der Lamellen ausüben können, was natürlich bei Abkühlung resp. Resorption einer großen Blase in einem Gelatineschaum verwirklicht sind; wenn wir jedoch, wie BÜTSCHLI und RHUMBLER es tun, die sich zusammenziehende Luftblase durch einen Faktor ersetzen, welcher wasserentziehend auf die Wabenwandsubstanz wirken soll, so muß dadurch die Wirkung des einzigen maßgebenden Zugfaktors, der Oberflächenspannung nach RHUMBLER selbst, (auf Grund QUINCKE'scher Untersuchungen) nur herabgesetzt werden; eine Zugwirkung der ganzen Dicke der Wabenwand wird dagegen erst in dem Augenblicke zur Geltung kommen können, wo die Substanz aufhört flüssig zu sein, d. h. eine Zugfestigkeit erlangt, was natürlich bei der Gerinnung der Gelatineschäume verwirklicht wird.

Es wäre jedoch ein Einfaches, in die Beweisführungen der genannten Autoren, speziell RHUMBLER's, eine Korrektur einzufügen, welche imstande ist, die auseinandergesetzten Schwierigkeiten zu beseitigen. Die Annahme einer Wasserabsorption speziell aus den Wabenwänden ist selbstverständlich rein willkürlich und das, S. 319 angegebene Schema durchaus nicht bindend. Nimmt man dagegen eine Quellung des Centrosomas auf Kosten des Enchylemmas an, so müssen selbstverständlich die Wabenwände unter Verringerung des Wabenvolums, in einer nunmehr den Gelatineverhältnissen (BÜTSCHLI) völlig identischen Weise sich entsprechend unter Zugwirkung zusammenziehen. Die Aufquellung des Centrosomas, welches dabei wie früher, keinen strahligen Bau zeigt, auf Kosten der umgebenden strahlig werdenden Sphäre ist übrigens eine in zahlreichen Fällen feststehende Tatsache (vgl. besonders VUGDOWSKY und MRAECK u. A. s. S. 303).

Es lassen sich übrigens zahlreiche Beispiele von exquisit wabig gebautem Protoplasma anführen, in denen die Deformationen der Wabenreihen eine auf derselben ausgeübte Zugwirkung zur wirklichen Tatsache machen (vgl. übrigens die Durchkreuzungen der Strahlen und die sog. Diasteme S. 287).

In modifizierter oder auch vereinfachter Weise werden von anderen Autoren die Strahlenfiguren als Plasmastörungen gedeutet; auf die ältere Annahme von BÜTSCHLI zurückgreifend, sucht GIARDINA (übrigens auch HUSSAY u. A.) die Strahlungen als Diffusionsströme innerhalb des Plasmas darzustellen. Es sollen dabei, nach GIARDINA, die Strahlen nur als Erzeugnisse von centrifugalen (von dem Centrosoma ausgehenden) Diffusionsströmen möglich sein, was er mit folgenden Experimenten zu stützen sucht: kommen unbefruchtete, nicht reife Seeigeleier in hypertonische Meerwasserlösungen, so umgibt sich der Kern mit einer schönen Strahlung; nimmt man dagegen hypotonische Lösungen, so geht die Strahlung von der Zellperipherie gegen das Eicentrum, den Kern aus. Die Strahlungen sind somit in beiden Fällen der optische Ausdruck der Diffusionsströme; von einer Zugwirkung derselben könnte so mit keine Rede sein.

Obwohl BÜTSCHLI die Gültigkeit dieser Erklärungsweise der Strahlungen nicht gelten lassen will, hebt er gleichzeitig die maßgebende Bedeutung der Strömungserscheinungen im Plasma für das Zustandekommen der Zelldurchschnürungserscheinungen hervor, welche von einer Reihe anderer Autoren, namentlich auch RHUMBLER, auf eine Zugtätigkeit der Strahlen zurückgeführt werden (vgl. u. S. 321 ff.). Es scheint somit von BÜTSCHLI, im Gegensatz zu RHUMBLER, der richtige Standpunkt vertreten zu sein, daß die Entstehungsweise der Strahlen keinen Rückschluß auf ihre Funktionsweise gestattet, und er dürfte vielleicht, was von ausschlaggebender Bedeutung sein müßte, aus den mitgeteilten Tatsachen der Schluß erlaubt sein, daß die Strahlungsphänomene Begleiterscheinungen bestimmter stofflicher Wanderungen bei der Mitose, und nicht umgekehrt für die Zwecke der Mitose entstehende Gebilde sind.

In besonders überzeugender Weise wurde die Asterbildung im speziellen Falle des Spermasters von VEYDOWSKY und MRAČEK an Rhynchelmis auf Zufluß des Eiplasmas in radiären Straßen auf das Spermocentrum und das riesige Wachstum eines Sphäre um dasselbe geschildert (S. 303).

Die geschilderten Erklärungen der Entstehungsmöglichkeiten der Strahlungen im Protoplasma werden jedoch keinesfalls den zahlreichen Fällen gerecht, in welchen man individualisierte, faserige Strahlungen

vor sich hat, welche aus oben auseinandergesetzten Gründen in keinem Falle als optischer Ausdruck von Wabenreihen angesehen werden können.

Die Waben- und Diffusionstheorien dürften nur unter einer Hilfsannahme den Tatsachen gerecht werden können und zwar, indem man annimmt, daß innerhalb der einmal entstandenen Plasmazüge spezielle Differenzierungen Platz greifen, welche zu einer von der Flüssigkeit abweichenden Konsistenz der Plasmazüge, d. h. wiederum zur Entstehung echter individualisierter Fasern führen.[1]
Wir sehen somit, daß das Auseinanderhalten der strahlenerzeugenden Faktoren von den die spätere Tätigkeit der letzteren leitenden oder erzeugenden, durchaus berechtigt erscheint. Die sekundär erfolgende Differenzierung der individualisierten Strahlen in den Plasmastraßen könnte gleichzeitig als verbindendes Prinzip für die Entstehung der heterogensten Strahlen oder Fasern angeführt werden.

Die geschilderten Ansichten und Erklärungsversuche berühren mit keinem Wort weder die Entstehung noch die Funktion der Zug- oder Mantelfasern; auch vom Standpunkte der Wabentheoretiker scheint es nicht angängig zu sein, die wirkliche individuelle Natur derselben zu leugnen, obwohl es selbstverständlich nicht ausgeschlossen erscheint, die Fibrille ihrerseits aus Wabenreihen zusammengesetzt sein zu lassen, wie es ja vielfach auch bei echten Myofibrillen geschehen ist (vgl. Kap. II B.). Die Schilderung von Eisen an den Zugfasern der Spermatocyten von Batrachoceps (Fig. 149) scheinen direkt für einen quergegliederten, somit möglicherweise wabigen Bau derselben zu sprechen, obwohl die Angaben von Drüner keine Anhaltspunkte für diese Ansicht liefern.

So sehr uns auch die Morphologie der Zelleinschnürung und Trennung bekannt sein dürfte, so wenig Einsicht besitzen wir in Bezug auf die dabei tätigen Faktoren. Die darauf gerichteten zahlreichen Versuche haben nur wenig in diesem Sinne geleistet. Namentlich die mit so großem Aufwand an Scharfsinn konstruierten Zellteilungsmodelle von M. Heidenhain und Rhumbler gehen, genauer besehen, über Selbstverständlichkeiten nicht hinaus. Es sollte eigentlich für Jedermann, der mit den einfachsten physikalischen Begriffen zu operieren weiß, eine einfache Ueberlegung oder Skizze, die Wirkungsweise einer ähnlichen Konstruktion schon aus Symmetriegründen evident, ebenso evident wie eine leichte geometrische Deduktion machen. Wie wenig jedoch die primitiven Verhältnisse der Modelle für das Verständnis der Zellteilungsvorgänge bieten, müßte schon bei ihrer Erfindung eingesehen worden sein.[2]

---

[1]) Auch Wilson liefert einen Beweis zugunsten dieser Annahme, obwohl er selbst geneigt ist, die faserige Natur der Strahlen intra vitam zu leugnen: „The change of staining-capacity (s. Fig. 183 S. 278) . . . probably indicates a physical or chemical change on the part of the hyaloplasm forming the rays, and the latter must therefore be regarded as something more than tracts of protoplasmas flow.“ Es ist außerdem zu beachten, daß die Abbildung von Wilson keine Spur einer in der Zugrichtung erfolgten Abplattung der Alveolen, sondern nur eine entsprechende Umordnung derselben zeigt: in (living) eggs of Toxopneustes the inner portion of the aster shows the astral radiation with beautiful clearness, forming tracts of hyaloplasm between radiating rows of alveolar spheres (von mir gesperrt) (p. 553).

[2]) Das Prinzip der Modelle von Heidenhain u. Rhumbler besteht in folgendem: aus biegsamen Stahlstreifen (Heidenhain) oder einer zylindrischen Stahlspirale (Rhumbler), wird ein Kreis zusammengefügt. In das Centrum desselben werden zwei aneinander gebundene metallische Ringe angebracht, welche das Mikrocentrum (mit Centrodesmose) ersetzen sollen. Die Ringe sind durch zahlreiche gleichlange und gleichstarke Gummischnüre (organische Radien) mit dem Eisenreif oder Spirale verknüpft. Wird nun die Centrodesmose (die Koppel der centralen Ringe) gelöst, so werden infolge Zuges der frei gewordenen Gummibänder die Ringe auseinandergezogen, was das Auseinanderweichen der Pole der Centralspindel veranschaulichen soll, usw. Ist der Reif sehr nachgiebig, so erfolgt dabei eine sanduhrförmige Einschnürung desselben usw.

Wie selbstverständlich und primitiv die Leistungen der Modelle im übrigen sind, erhellt schon daraus, daß ihre Erfinder es für entbehrlich halten, die Verhältnisse in der Ebene auf wirkliche Verhältnisse im Raume experimentell d. h. am Modell zu bestätigen (RHUMBLER). Der Uebergang scheint ihnen ohne weiteres plausibel zu sein; wir glauben jedoch, daß es sich gerade umgekehrt verhält und daß prinzipielle Schwierigkeiten erst bei der Uebertragung der an der Ebene gewonnenen Vorstellungen auf den Raum sich ergeben werden (vgl. unten S. 324).

Die Probleme, die sich der Erforschung der Cytodiärese bieten, lassen sich folgendermaßen präzisieren: die Formänderung und schließliche Teilung der Zelle lassen sich a) entweder auf Aenderungen des Aggregatzustandes, resp. der Oberflächenverhältnisse, b) oder auf innere, auf architektonischer Basis beruhende Vorgänge der Zelle, c) oder auf das Zusammenwirken beider zurückführen. Die Möglichkeit a) fand in ihrer reinsten Form bis jetzt nur wenige konsequente Vertreter (s. u.); indem viele Autoren in merkwürdig einseitige Anschauungen befangen, die Tragweite und sogar die Unentbehrlichkeit dieser Faktoren übersahen, operierten sie nur mit der Möglichkeit b) (namentlich v. BENEDEN, BOVERI, M. HEIDENHAIN, KOSTANECKI, DRÜNER, MEVES u. A.). Aber auch die Möglichkeit c) fand einige Vertreter (namentlich RHUMBLER).

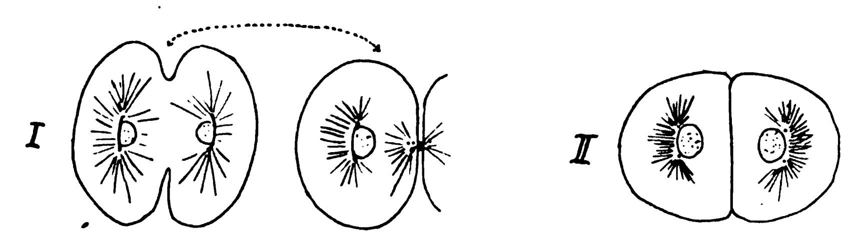


Fig. 211. Verschiedene Typen der Zelldurchschnürung bei Strongylocentrotus. (Nach BOVERI '901.)

Es braucht kaum noch hervorgehoben zu werden, daß unter den inneren, bei der Zellteilung tätigen Faktoren ausschließlich die achromatische mitotische Figur, sowohl Spindel- als Polstrahlungen gemeint sind. Es gilt bis jetzt als ein fast allgemein anerkanntes Dogma, daß die karyokinetische Figur von gleicher Wichtigkeit sowohl für die Kern- als für die Zellteilungsvorgänge ist, obwohl dieser Auffassung sehr naheliegende und gewichtige Bedenken entgegentreten: a) es kommen mitotische Kernteilungen ohne entsprechende Zellteilung vor (Riesenzellen, Syncytien HEIDENHAIN, KOSTANECKI, HIS u. A.); b) während der Teilungs- resp. Einschnürungsvorgänge der Zelle sind die Strahlungen häufig in deutlicher Rückbildung begriffen; das Maximum der Strahlungen fällt vielmehr in die Pro- und Metaphasen; c) es kommen an den Zellen derselben Spezies (z. B. Echinodermeneiern, BOVERI) sehr verschiedene Zellteilungstypen vor (Einschnürung oder Plattenbildung Fig. 211), welche einen grundverschiedenen inneren Mechanismus zur Voraussetzung haben müßten; d) die Zellteilung mehrerer Protisten, namentlich Infusorien, geht sicher ohne Beteiligung der mitotischen Figur vor sich (hervorgehoben auch von RHUMBLER); e) es existieren alle Uebergänge (u. U. auch bei derselben Zellart) zwischen Mitose und Amitose, wobei die Zellteilungsvorgänge bei letzterer nicht irgendwie nachweisbar langsamer oder anders als bei der Mitose verlaufen; f) es sind in vielen Fällen Analogien zwischen amöboidem Formwechsel und Zellteilung nachweisbar, es muß somit auch an einen verwandten Mechanismus gedacht, oder mindestens dessen Wahrscheinlichkeit erwogen werden; und endlich, das Wichtigste. g) Es sind viele Fälle der Zellteilung bekannt, wo trotz reichlicher Polstrahlung der Zelleib keine Spuren einer Abrundungstendenz aufweist

(z. B. Diatomeen, LAUTERBORN Fig. 214). Diesen Einwänden, läßt sich kein direkter positiver eindeutiger[1]) Beweis für die Beteiligung der Strahlen entgegenstellen; im weiteren werden sich dagegen noch zahlreiche andere, aus der näheren Analyse erschließbare Schwierigkeiten für die aktive Betätigung der mitotischen Figur anführen lassen.

Es dürfte daher die Frage zum mindesten eine ernste Erwägung verdienen, ob nicht die Spindel in der Tat einen ausschließlich karyokinetischen Apparat darstellt, bei der Cytodiärese dagegen keine Anwendung findet. Es dürfte vielleicht diese Lösung die cytologische Forschung von einem lastenden Alp befreien, indem man den Streit um die unlösbare Frage „stemmen die Strahlen oder ziehen sie?" ein für alle Male fallen läßt.

Wenn man von einer kugeligen Zelle ausgeht, wie es ja die meisten Zellen während der Teilung sind, so muß jede Formänderung derselben mit einer Vergrößerung der Oberfläche verknüpft sein. Dieser selbstverständlichen Tatsache wurde am meisten wohl seitens RHUMBLER's Rechnung getragen, obwohl er durch die Anwendung des ganz unpassenden Begriffes des „Membranwachstums" die Sachlage unserer Ansicht nach bedeutend verdunkelt. Von einem solchen Prozesse kann natürlich nur bei Zellen mit einer ganz scharf differenzierten Membran oder Kruste die Rede sein; die „nackten" Zellen sind aber wirklich membranlos, was wohl ganz evident wird, wenn man die Fähigkeit zur amöboiden Bewegung, die u. A. auch manchen Eiern zukommt, berücksichtigt. Es wird wohl niemandem einfallen, die Umwandlungen des Entoplasmas in das Ektoplasma, die u. A. von RHUMBLER selbst so ausführlich geschildert wurden, als „Membranwachstum" zu deuten; noch beweisender sind die künstlichen Durchschnürungen der Furchungszellen; indem wir die seichte erste Furche des Frosch- oder Tritoneneies mit einem Kokonfaden durchschnüren (HERLITZKA) und dadurch neue Flächen anlegen, ist ja ganz evident, daß stoffliche Differenzen der künstlich angelegten „Membranen" dadurch nicht geschaffen werden. Wenn wir, von diesen Erwägungen ausgehend, uns die Vorgänge bei wirklich membranhaltigen Zellen überlegen, so sehen wir in vielen Fällen eine nachträgliche Ausbildung der Membran auf der zunächst völlig nackten Zelloberfläche; das schönste Beispiel dürfte wohl die Teilung des Dinoflagellaten, Ceratium hirundinella, auch der Diatomeen (LAUTERBORN) sein. Eine „Membranfrage" bei der Zellteilung braucht somit gar nicht aufzukommen, namentlich nicht die Frage nach dem Material für das Membranwachstum (RHUMBLER u. A.). Ebenso unberechtigt erscheint es, in dem lokalisierten oder diffusen Membranwachstum einen wichtigen Faktor der Faltenbildung zu erblicken (RHUMBLER). Da, wie RHUMBLER selbst hervorhebt, das Volum der inkompressiblen Zelle ebensowenig zunehmen als abnehmen kann,[2]) so ist kein Augenblick möglich, in welchem ein Ueberschuß an Membran, eine Membranfalte existieren könnte, die durch ihre Einfaltung die Zellteilung einleiten könnte; wenn man überhaupt genötigt ist, der Zelloberfläche (auch der nackten) eine differente Beschaffenheit beizumessen, so tritt diese entsprechende Differenzierung selbstverständlich nur Hand in Hand oder infolge der neuentstandenen Oberfläche, und nicht als ihr Vorläufer auf.

Die Modelle von M. HEIDENHAIN und RHUMBLER könnnen selbstverständlich mit der Zunahme der Zelloberfläche, resp. der Peripherie eines Schnittes nicht rechnen; die genannten Autoren erblicken jedoch darin keinen Mißstand, da ihrer Ansicht nach, die den Strahlen supponierte, am Modell verwirklichte Tätigkeit bei frei verfügbarer Membran noch günstiger ausfallen müßte; diese Betrachtung a fortiori scheint jedoch ganz verfehlt zu sein, und zwar aus folgenden Gründen: werden neue Bezirke der Zelloberfläche, neue, noch dazu besonders nachgiebige (RHUMBLER) Membranen in die Zelloberfläche eingeschaltet, so müssen sie ja unbedingt die Zugarbeit der Strahlen statt zu unterstützen, vielmehr nur erschweren. Es

[1]) Es können ja in der Tat viele Fälle angeführt werden, wo (wie z. B. bei ätherisierten Echinodermeiern, WILSON u. A.) mit dem Schwinden der Strahlungen auch die Zellteilung, trotz fortgesetzter Kernteilung, ausbleibt, beim Wiederbeleben des Eies dagegen, mit auftretender Strahlung auch ein Zerfall des Eies in entsprechende Einzelzellen zusammenfällt. Es ist natürlich durchaus nicht erlaubt, daraus einen Kausalnexus zu konstruieren, da ja beide Erscheinungen nur Konsequenzen derselben Einwirkung des Aethers sein könnten.

[2]) Unter der Voraussetzung, daß Wasser weder ein- noch austritt, was allerdings durchaus unbewiesen bleibt.

ist ja gar nicht einzusehen, warum sie sich einstülpen und nicht eher vorstülpen sollen, da ja Strahlen an den neugebildeten Membranabschnitten sich wohl nicht ansetzen?

Eine unüberwindliche Schwierigkeit für jedes Modell in der Ebene bieten die Verhältnisse im Raume auch insofern, als in letzterem Falle ein neues Moment, die ständig zunehmende Verringerung der Peripherie der Einschnürungsfurche auftritt. Daß ein ähnlicher Vorgang bei keiner „Membran" somit auch bei keinem Modell nach der Art der HEIDENHAIN'schen auch annähernd stattfinden kann, ist evident, ebenso überzeugend wird aber die Untauglichkeit der ebenen Modelle zur Veranschaulichung der Verhältnisse im Raume.

Das Auftreten der Schnürfurche kann gleichzeitig als ein direkter Beweis der Unmöglichkeit der Beteiligung einer differenzierten Zellmembran an dem Zelleinschnürungsvorgange angesehen werden. Die Zelloberfläche der sich teilenden Zelle muß vielmehr im selben Verhältnis des unbegrenzt freien Austausches mit den tieferen Partien des Plasmas, wie wir sie von den Amöben her kennen, stehen; ein irgendwie instruktives Modell für die Zellteilungsvorgänge müßte somit aus einer inkompressiblen, plastischen Masse bestehen; denn nur an einem solchen können die Verschiebungen der Einzelteile den Formveränderungen der Zelle vergleichbar sein.

Eine große Anzahl von anderen schwerwiegenden Einwänden, welche gegen das HEIDENHAIN'sche Modell namentlich von FICK geltend gemacht wurden, ergeben vollauf die Bedeutungslosigkeit des letzteren für die Erklärung der wirklichen an der Zelle stattfindenden Vorgänge.

Die von HEIDENHAIN konsequent durchgeführten, von vielen anderen Autoren adoptierten Anschauungen über die Wirkungsweise der Strahlen bei den Vorgängen der Zelldurchschnürung, können selbstverständlich durch die Unzulänglichkeit der Demonstration am Modell, keinesfalls als erschüttert gelten und verdienen die eingehendste Würdigung.

Um einen wirksamen Zug auszuüben, müssen die Strahlen (die organischen Radien HEIDENHAIN's) an der Zellperipherie befestigt, mit ihr verwachsen sein. Diese Verwachsung, oder das Heranreichen der Strahlen an die Zellperipherie, die nur in den allerseltensten Fällen beobachtet werden kann, wird andererseits durch mehrere positive Angaben, wie Oscillationen der Spindel in den Nematodeneiern (ZIEGLER und ERLANGER), Einstellen der Spindel in der Richtung des einfallenden Lichtes bei einigen Sporen (STRAHL) Strahlungen in Syncytien u. A. (vgl. u. A. BETHE) direkt unmöglich gemacht. Es kann somit die Zugarbeit der Strahlen unmöglich einen Anspruch auf allgemeine Geltung erheben.

Aber auch in denjenigen Fällen, wo die Strahlen anscheinend bis an die Zelloberfläche heranreichen, ist die von HEIDENHAIN, KOSTANECKI (ursprünglich von BOVERI) und m. A. gemachte Annahme unmöglich. Wie bereits oben hervorgehoben wurde, ist eine Zunahme der Oberfläche d. h. ein Herandrängen der tieferen Plasmamassen an die Oberfläche (das Membranwachstum von RHUMBLER) an den Angriffspunkten der Strahlen ausgeschlossen, muß vielmehr an den anderen, nicht durch Zug beanspruchten Bezirken der Zelloberfläche erfolgen. Nun ist es aber ersichtlich, daß nur die, unmittelbar an einen gemeinsamen Punkt der Oberfläche ansetzenden Antagonisten eine Komponente in der Richtung der zukünftigen Furche erzeugen können; die anderen Strahlen suchen vielmehr die Furche abzuflachen, da sie ja überhaupt keine Komponente erzeugen können und durch ihren Zug die Innenspannung vergrößern müssen.[1])

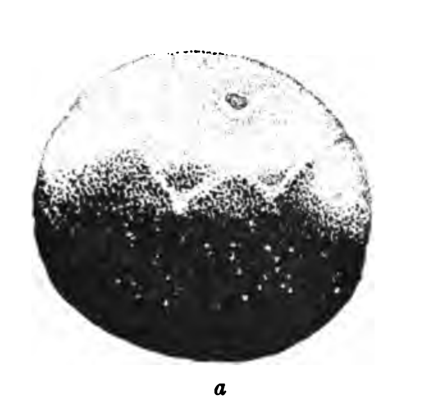
Wenn man somit trotz aller dagegensprechenden Tatsachen an einem Zug der äquatorialen Fasern an der Zelloberfläche festhalten will, so kann es sich im besten Falle um eine erste Andeutung der zukünftigen Einschnürungsstelle, um eine ganz seichte Furche, jedoch nicht um eine wirkliche, fortschreitende Einschnürung handeln.

Jeder Versuch, den Vorgang der Cytodiärese — der Zellhalbierung und Trennung — zu erklären, wird viel mehr, als es bis jetzt ge-

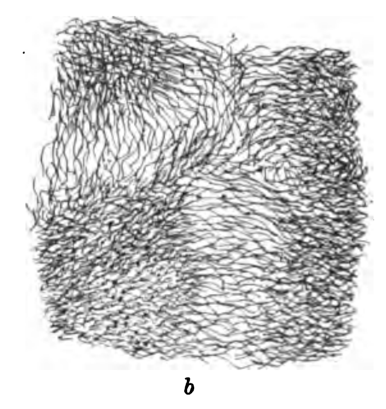
[1]) Das Modell von RHUMBLER, zum Teil auch von HEIDENHAIN zeigt übrigens in der überzeugendsten Weise, daß der Einschnürungsvorgang demjenigen der Zellen denkbar unähnlich sind.

schehen ist, mit der Tatsache rechnen müssen, daß die eigentliche „Zelldurchschnürung“ einen nicht besonders häufigen Spezialfall der Zelltrennung darstellt und daß von mindestens gleicher Bedeutung die vorhergehenden, die späteren Trennungsstellen markierenden Veränderungen des Cytoplasmas resp. der Spindel sein dürften (vgl. S. 327). Es ist somit durchaus nicht einzusehen, warum der äquatorialen Oberfläche der sich teilenden Zelle und nicht vielmehr dem ganzen äquatorialen Durchschnitte, eine besonders hervortretende Bedeutung („Membranwachstum“ von Meves und Rhumbler, Anhäufung von färbbarer Substanz, welche von Flemming, Boveri, Ziegler, hervorgehoben wurde, cirkuläre Einschnürungsfasern von M. Heidenhain usw.) beizumessen wäre.

Wenn wir auf eine ältere Darstellung von Bütschli zurückgreifen, und in ganz allgemeiner Fassung von einer „Aenderung der Beschaffenheit des Plasmas, welche von den beiden Centralhöfen (sc. Polen der karyokinetischen Figur, Ref.) ausgeht,“ sprechen, „so ergibt sich als eine notwendige Folge, daß dieselbe in der Teilungsebene am bedeutendsten ist, daß daher im Aequator der Kugel die Wirkung sich häufen muß“. Welcher Art diese Veränderungen in der Aequatorialebene sein dürften, könnten wir für einige Fälle (das Auftreten der Diasteme, Zellplatten usw.) feststellen.



a



b

Fig. 212. Diastemenbildung bei der Furchung der centrifugierten Tritoneneier.
a **Das ganze Ei bei schwacher Vergrößerung: die vegetative, mit Dotterplättchen dicht gefüllte Hälfte durch E-Hämatoxylin schwarz gefärbt, in der animalen Hälfte die Diasteme durch helle Züge im Protoplasma angedeutet.**
b **Diasteme bei starker Vergrößerung ($^{1000}/_{1}$).**

Welche Momente in anderen Fällen, z. B. in dem eigentümlichen Trennungsprozesse der Diatomeen und Dinoflagellaten (Lauterborn) obwalten (Fig. 214) entzieht sich vorderhand unserer Kenntnis. Der große Vorteil dieser Vorstellung oder Fassung des Problems liegt jedoch unbestritten darin, daß sie nicht in einseitiger Weise einem bestimmten Typus der Zellteilung gerecht wird, sondern je nach den speziellen Eigenschaften des Cytoplasmas, der Spindelelemente und namentlich auch der Beschaffenheit der Centren, resp. der Pole des Amphiasters, verschieden ausfallen kann.

Für die Betrachtung der Zellteilung ohne Einschnürung kommen nun vor allem die Verhältnisse an zahlreichen Eizellen und Blasto-

meren und an einigen Protisten in Betracht. Es ist schon den älteren Untersuchern bekannt gewesen und wurde neulich von His des genaueren hervorgehoben, daß die Furchung der großen Blastomeren, z. B. bei Salmoniden, durch eigentümliche Veränderungen der späteren Trennungsflächen eingeleitet wird, welche von His mit dem Namen „Diasteme" belegt wurden. Die Trennung tritt erst als Schlußeffekt dieser vorbereitenden inneren Umwandlungsprozesse im Protoplasma. Es kann somit in diesen Fällen von einer Einfaltung der Oberfläche resp. einer Einschnürung derselben nicht die Rede sein.

Die spezielle Betrachtung der letzterwähnten Bilder erlaubt uns eine ziemliche Einsicht in die hier waltenden Vorgänge. Die Diasteme zeichnen sich durch eine auffallende Aufhellung des außerordentlich dichten plasmatischen Filzwerkes: die einzelnen Alveolen, denn nur um solche, im Sinne von BÜTSCHLI, kann es sich ja, wie bereits mehrfach hervorgehoben handeln, sind auffallend weit, dünnwandig, und deutlich in der Richtung der späteren Spindelachse gedehnt (Fig. 212); die Trennung der zukünftigen Furchungszellen erscheint als ein dünnster Spalt, welcher in die Mitte der hellen Alveolenschicht einschneidet; die äußeren Wände der dem Spalte anliegenden Alveolenreihe werden zur Zellmembran (HIS).

Es ist gar nicht zu bezweifeln, muß vielmehr aus dem Bilde selbst erschlossen werden, daß es sich bei der Entstehung des Diastems sowohl um Zunahme des Enchylemmas, als um relative oder vielleicht auch absolute Abnahme des Hyaloplasmas handelt. Es dürfte sich dabei wohl um Zufluß des letzteren gegen die Spindelpole gemäß der Erklärung von BÜTSCHLI und RHUMBLER handeln; daß letzterer Vorgang zu einer Zugwirkung, einem Einreißen einer Wabenreihe und Bildung des Trennungsspaltes führen kann, soll damit durchaus nicht entschieden werden. Welche Faktoren diese an der vorgebildeten Stelle auftretende spaltförmige Trennung veranlassen, entzieht sich allerdings vorläufig unserer Kenntnis. Daß es sich möglicherweise um einen relativ einfachen, physikalisch-chemischen Vorgang, vielleicht um Aenderungen der Kohäsion infolge chemischer Modifikationen usw. handelt, ergibt sich aus vielen analogen Erscheinungen an anorganischen Modellen (z. B. Teilungserscheinungen der mit einer Kruste von Chromsalzen bedeckten Quecksilbertropfen (RHUMBLER) usw.

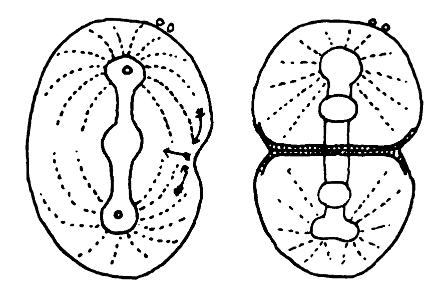


Fig. 213. Zellteilungsvorgang an lebenden Nematodeneiern beobachtet. (Nach v. ERLANGER '97.)

Die Diastembildung, d. h. Aufhellung und Dehnung des Plasmagerüstes an den Stellen der späteren Trennung stellt jedoch nur einen Spezialfall des Trennungsmechanismus der Tochterzellen dar;

in manchen anderen Fällen markiert sich die spätere Trennungsfläche durch eine anders gerichtete Umlagerung der Elemente des Plasmagerüstes, namentlich die Entstehung einer exquisiten doppelten Alveolarschicht (BÜTSCHLI). Besonders lehrreiche Beispiele dieser Art wurden von

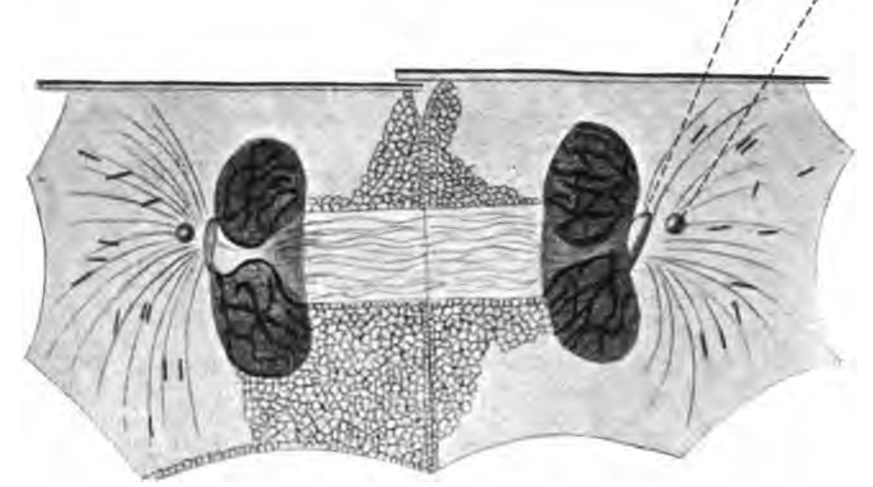


Fig. 214. Vorgang der Zelltrennung bei der Teilung der Diatomeen. (Nach LAUTERBORN '96.)

v. ERLANGER an Nematodeneiern (Beobachtung am lebenden Objekte, Fig. 213) von LAUTERBORN an den Diatomeen (Fig. 214) geliefert. (Letztere Beobachtung ist auch insofern von hohem Interesse, als an der Oberfläche der späteren Aequatorialzone an Stelle einer nach den Zugtheorien postulierbarer Einschnürung, ein Breiterwerden des Plasmas wahrnehmbar ist.)

Als Uebergang von dieser diffusen Markierung der späteren Trennungsfurche zu den eigentümlichen Zellplattenbildungen der Pflanzenzellen, treffen wir bei zahlreichen Repräsentanten tierischer Zellen sog. Zwischenkörperchen, eigentümliche, zuweilen frühzeitig auftretende äquatoriale Anschwellungen der Spindelfasern; zuerst von FLEMMING dann von KOSTANECKI als Residuen der Centralspindel nach völliger Trennung der Tochterzellen beschrieben, treten sie in manchen Zellenarten (Forellenblastomeren — HENNEGUY, Spermatocyten von Lithobius forficatus — BOUIN u. A.) sehr frühzeitig in Form eines zierlichen Kranzes von einzelnen Anschwellungen auf. Das frappanteste Beispiel der echten „Zellplattenbildungen" tierischer Zellen wurde nun schließlich von HOFMANN an verschiedenen embryonalen Zellen der Limax geschildert.

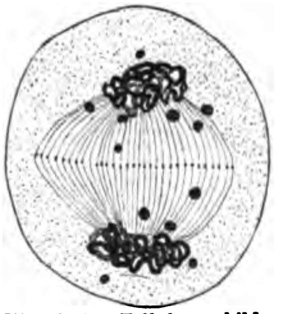


Fig. 215. Zellplattenbildung bei Teilungen der Samenmutterzelle des Lilium. (Nach ZIMMERMANN '96.)

Ihre volle Bedeutung erlangen diese Bildungen der Spindelfasern in den „Zellplatten" pflanzlicher Zellen, wo sie zuerst von STRASSBURGER geschildert und in ihrer Bedeutung gewürdigt wurden;

am auffallendsten ist nun bei den hier in Betracht kommenden Prozessen, daß die in den Meta- und Anaphasen schlanke, nur einen Teil des Zelldurchmessers einnehmende Spindel, behufs Bildung einer durchgehenden Zellplatte eine ganz kolossale Auftreibung erfährt; fließen nun die einzelnen Zwischenkörperchen zusammen, so ist dadurch eine kontinuierliche aus spezifischer Substanz bestehende Hautschicht der Tochterzellen gegeben.[1])

Von größter Bedeutung für den weiteren Aufbau einer Lehre von der Trennung der Tochterzelle, welche allen beobachteten Tatsachen gerecht werden könnte, ist ein, zuerst von Bütschli, bereits im Jahre 1876 hervorgehobenes Prinzip, welches durch einige Forschungsergebnisse der neueren Zeit in vielen Fällen eine Bestätigung fand. Wie bereits oben erwähnt wurde, nahm Bütschli an, daß die von den Centren oder Polen der Spindel ausgehenden Diffusionsströme, indem sie sich im Aequator der Zelle treffen und sich in ihrer Wirkung summieren, aus letzterem eine differente Zone mit gesteigerter Oberflächenspannung entstehen lassen, als deren notwendige Folge eine Einschnürung resp. Durchschnürung daselbst erfolgen muß. Es ist nun evident, und darin liegt die ungemeine Fruchtbarkeit des Gedankens, daß je nach der Ausbreitungsrichtung der Ströme, nur die äquatoriale Zelloberfläche oder der ganze Querschnitt von den in Betracht kommenden Aenderungen der Cohäsion getroffen werden kann; im ersteren Falle wird eine Einschnürung, im letzteren ein Zerfall durch Plattenbildung, ohne jeglichen prinzipiellen Unterschied beider Prozesse stattfinden müssen.

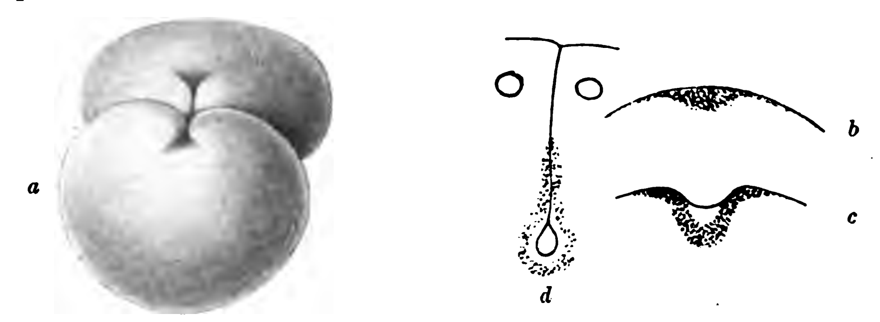


Fig. 216. Einschnürungsmechanismus der Blastomeren der Beroë ovata. (Nach H. E. Ziegler '96.)
In *d* die Kernkonturen nach einer anderen Abbildung eingetragen.

Diese theoretische Erwägungen finden nun eine weitgehende Stütze in denjenigen Fällen, wo lebhafte, entsprechend gerichtete Plasmastörungen in den sich teilenden Eiern beobachtet wurden; von besonderer Bedeutung sind die Beobachtungen an Nematodeneiern von v. Erlanger (Fig. 213). Auch von Conklin wurde die Bedeutung dieser Tatsache erkannt und weiter ausgebaut.

Sehr interessante, im gleichen Sinne verwertbare Beobachtungen verdanken wir H. E. Ziegler an den Eiern eines Ctenophoren

[1]) Strassburger erblickt in diesen Tatsachen mit Recht eine Stütze für seine Ansicht, nach welcher die Hautschicht des Plasmaschlauches aus differenten Plasma, dem Kinoplasma, gebildet wird (vgl. S. 280).

— Beroë — und an Echinodermen. Der eigentümliche Durchschnürungsmodus der ersteren hängt ab, wie ZIEGLER in überzeugender Weise nachweisen konnte, von einer eigentümlichen durch Zusammenfluß entstehenden Anhäufung einer zähen hyalinen Plasmaschicht an der Eioberfläche; diese Plasmaschicht erzeugt durch ihre bedeutende Kohäsion eine immer tiefer werdende Einschnürung der Zelloberfläche. Die Anhäufung selbst der hyalinen Plasmaschicht muß nach ZIEGLER irgendwie auf eine Fernwirkung der Centren, resp. der Kerne zurückgeführt werden, wobei, selbstverständlich, letztere in einem physikalisch-chemischen Sinne, somit ähnlich den BÜTSCHLI'schen Vorstellungen aufzufassen ist.

Es darf ja sicher berechtigt erscheinen, in einem Fall, wie z. B. den von BOVERI an zwei Serien derselben Echinodermenspecies beschriebenen, wo die Zellteilung bald durch bisquitförmige Einschnürung, bald durch Zellplattenbildung vor sich ging, ein gemeinsames Prinzip vorauszusetzen. Es ergibt sich jedoch von selbst, daß unter der Voraussetzung eines Strahlenzuges als Ursache der Zellteilung, der Mechanismus in beiden Fällen ein grundverschiedener sein müßte; es ist somit viel naheliegender, auch für den bisquitförmigen Einschnürungsmodus dieselbe Erklärung heranzuziehen, die ja für die Zellplattenbildung als die einzig mögliche erscheint. In beiden Fällen dürfte es sich um lokale mit einem Wechsel der Kohäsionsverhältnisse einhergehende Veränderungen der betreffenden Abschnitte des Zellplasmas handeln. Erfolgt diese Modifikation als eine Diastembildung in der ganzen Ausdehnung der Zellplatte, so verläuft die Teilung unter Bildung einer solchen nach dem Typus a; geht der Prozeß von der Oberfläche in die Tiefe, so haben wir eine typische Ein- und Durchschnürung der Zellen vor uns (Typus b). Für eine Betätigung des Strahlenzuges liegt schon aus dem Grunde keine Möglichkeit vor, als, wie oben (S. 324) hervorgehoben, aus dem mächtigen Kranze, allein die Aequatorialstrahlen bei dem Vorgange tätig sein könnten, die übrigen jedoch, unter Berücksichtigung der Inkompessibilität des Cytoplasmas, durch ihre eventuelle Kontraktion den ersteren entgegenarbeiten dürften.

Für die tierischen Zellen gehört jedoch der geschilderte Teilungstypus mit Zellplatten- oder Diastemenbildung zur Minderzahl, eine echte, etwa bisquitförmige Einschnürung eher zur Regel. Diese Einschnürungsformen sind es eben, welche die Lehre von dem Zug der achromatischen Strahlen oder Radien aufkommen ließen. Wenn auch für einige, vereinzelte kugelförmige Zellen, wie z. B. Eiarten, die Entscheidung über die Art der tätigen Faktoren nur schwer zu fällen scheinen könnte, so dürften die oben entwickelten Erwägungen auch für sie bindend sein und die Kontraktion der Fasern, als Ursache der Einschnürung für völlig ausgeschlossen gelten.

Eine große Bedeutung für den Kern- und Zellteilungsmechanismus wurde seit jeher auch der sog. Centralspindel beigemessen. Wie verschieden dieselbe in ihrer Morphologie und Entstehungsweise sein kann, wurde im vorigen Kapitel geschildert; daß sie, in ihrer vollen Ausbildung, wie z. B. in vielen Gewebszellen des Salamanders, von hoher Bedeutung für die Zellteilungsvorgänge sein muß, wird wohl kaum bezweifelt werden dürfen, obwohl auch in diesem Falle die verschiedenen Möglichkeiten, ob passive oder aktive Betätigung, ob nur karyokinetische oder auch cytodiäretische Funktion, sorgfältig gegeneinander abgewogen werden müssen.

Es wurde schon bei der deskriptiven Schilderung der Spindel hervor-

gehoben, wie strittig in mancher Hinsicht ihre Entstehungsweise noch anzusehen ist und was nicht minder wichtig, welche verschiedene Bildungswege zur Entstehung einer Spindel führen können. Aber auch das Weiterwachstum der einmal entstandenen Spindel bietet eine Anzahl noch ungelöster Probleme.

Es dürfte hier der passendste Ort sein, der viel umstrittenen Frage näher zu treten, ob die ausgebildete achromatische Figur (Spindelstrahlungen) einem Kraftliniensystem entsprechen dürfte, oder nicht (dynamische Theorien oder Centrentheorien, gegen die Fadentherien der Mitose). Die Lösung dieser Frage ist ja, wie leicht einzusehen, ganz unabhängig von den vorhin erörterten Verhältnissen der Zelldurchschnürung. Wenn wir in Bezug auf die letztere Frage die Betätigung von Kraftcentren mit von ihnen ausgehenden gespannten Zugkraftlinien, ebenso sehr, wie eine analoge Tätigkeit der kontraktilen, oder umgekehrt stemmenden Strahlen auszuschließen hatten, so können all diese Möglichkeiten eine weitgehende Verwendung für die intracellulären Vorgänge, die Kernteilungen beanspruchen. Stellen nun die Elemente der achromatischen Figur wirkliche Kraftlinien dar, oder ist diese Annahme aus verschiedenen Gründen als unhaltbar zurückzuweisen?

Die Mehrzahl der Cytologen haben zu dieser wichtigen Frage in dem einen oder dem anderen Sinne entschieden Stellung genommen, ohne daß es zur definitiven Klärung des vorliegenden Tatbestandes gekommen wäre.

Der erste und naheliegendste, wohl auch älteste Versuch, die ausgebildete achromatische Figur zu erklären, bezieht sich auf ihre auffallende Aehnlichkeit mit dem magnetischen Kraftliniensystem, wie es in bekannter Weise durch die Anordnung der Eisenfeile unter Einwirkung der Magnetpole veranschaulicht wird (zuerst FOL, näher ausgeführt zunächst von H. E. ZIEGLER, GALLARDO, neuerdings von RHUMBLER).[1])

Der Vergleich mit magnetischen, elektromagnetischen oder überhaupt jeder Art von ungleichnamigen Attraktionspolen scheitert an zwei Umständen. Die abnormen Typen der Mitose führen häufig zu einer dreipoligen, aus drei Spindeln bestehenden Figur (WILSON, Fig. 217), was natürlich bei ungleichnamigen Polen direkt ausgeschlossen erscheint. Müßten ja in diesem Falle zwei Pole unbedingt gleichnamig sein und daher zu einer Repulsionsfigur und nicht Attraktionsspindel führen müssen (WILSON).

Der zweite gegen Attraktionscentren erhobene Einwand bezieht sich auf die, häufig in den mitotischen Figuren zur Beobachtung gelangenden Durchkreuzungen von Strahlen, was bei einer Kraftliniennatur derselben ausgeschlossen wäre (MEVES u. A.). Diese letztere Frage entspannte sich zu einem heftigen, noch nicht ausgetragenen Streite (ZIEGLER, HÄCKER, RHUMBLER, MEVES, BETHE u. A.).

MEVES und neuerdings BETHE heben mit Recht hervor, daß „Wirkungslinien" sich überall nur dort durchschneiden können, wo sie der Ausdruck von Energie sind, die von verschiedenen Punkten emittiert wird, ohne daß dabei attraktive Beziehungen zwischen den Emissionscentren bestehen, wie Lichtwellen, Schallwellen (BETHE). Als Beispiel führt letzterer Autor die Ueberkreuzungen zweier Krystallisationscentren

---

[1]) GALLARDO hat den Versuch auch auf die Verhältnisse im Raume ausgedehnt; besonders elegant ist der Versuch mit zwei in Petroleum (Dielectricum) eintauchenden Elektroden, welche die darin suspendierten Krystalle des schwefelsaueren Chinins zu einer karyokinetischen Figur anordnen. Mit dem magnetischen oder elektromagnetischen Modell ließen sich selbstverständlich sehr verschiedene Typen der Spindel, die Tonnenform, die gestuzte Spindel, auch der völlig parallelfaserigen Typus nachahmen, indem man die Elekroden (entsprechend den Polplatten der mitotischen Figur) entsprechend breit, das elektromagnetische Feld entsprechend eng nimmt.

auf. Die Einwände die gegen diese Erwägungen von RHUMBLER zu wiederholten Malen erhoben wurden, können nach MEVES keine besondere Beweiskraft beanspruchen. RHUMBLER glaubt an einem aus zusammengebundenen Gummiringwaben bestehenden Modell gezeigt zu haben, daß Elemente, die sich nicht unbehindert verschieben können, unter Einwirkung von Zugcentren tatsächliche Andeutungen von Kreuzungen aufweisen können. Mit Recht wird dem von MEVES entgegengehalten, daß ja die ganze Auffassung von BÜTSCHLI, ERLANGER und RHUMBLER mit der Annahme der

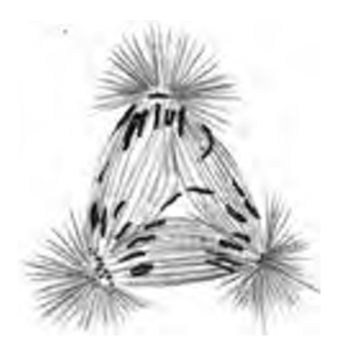


Fig. 217. Dreipolige Mitose im Echinodermei. (Nach WILSON '99.)

flüssigen Natur der Waben, folglich mit ihrer freien, unbeschränkten Verschiebbarkeit steht und fällt, daß das Modell von RHUMBLER, wie übrigens die Erstarrungsfiguren der Gelatineschäume von BÜTSCHLI am wenigsten von diesen Forschern herangezogen werden dürften. Auch die andere Hilfsannahme RHUMBLER's (die Ablenkung der Kraftlinien durch deutoplasmatische Einlagerungen) kann keine größere Geltung beanspruchen. Ganz hinfällig erscheint nun schließlich der Erklärungsversuch von RHUMBLER und REINKE, demzufolge die Strahlenkreuzung auf ungleichzeitige Zugwirkungen der beiden Centren zurückgeführt wird. Sie widerspricht ja in entschiedenster Weise den Tatsachen der Zellteilungsvorgänge und ist eine bloße und ziemlich unglückliche Fiktion.

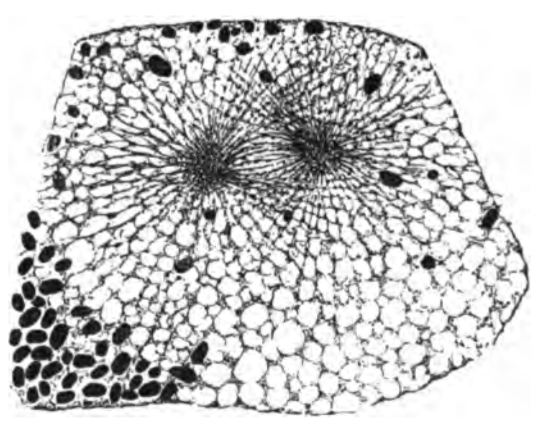


Fig. 218. Strahlenerzeugung im grobschaumigen Protoplasma einer Blastomere des Tritons (durch Centrifugieren vom Dotter befreit); deutliche Längsdehnung der Waben bei einseitigem Zug (an den Polen) und Vortäuschung der Kreuzung in der mittleren Region.

Die Einwände gegen die Attraktionscentren dürften somit eine entscheidende Bedeutung beanspruchen, falls alle Fälle von echter Durchkreuzung sich auf nach-

weisbar individualisierte Fasern bezogen hätten; es lassen sich jedoch ebenso sichere, wenn auch weniger zahlreiche Fälle entgegenstellen, bei welchen es unleugbare Wabenreihen sind, welche einem beiderseitigen Zuge folgernd eine Durchkreuzung der Strahlen mit ihren Konturen vortäuschen. Es dürfte zur Zeit kaum möglich erscheinen, diese Bilder anders, als Zugresultanten aufzufassen. Man wird somit nicht umhin können, mit BÜTSCHLI, ERLANGER und RHUMBLER sich insofern einverstanden zu erklären, als eine Zugwirkung auf die Plasmawaben tatsächlich im Stande sein kann in denselben Deformationen zu erzeugen, die echte Durchkreuzungen vortäuschen können: die Erklärungsweise der genannten Forscher, das Zurückführen des Zuges auf Wasserimbibition und Größenzunahme der Sphäre aus der Substanz der Wabenwände erscheint uns dagegen hinfällig (vgl. S. 218); ein Zug kann auf die Wabenreihen nur unter denselben Umständen ausgeübt werden, unter welchen dieselbe in den künstlichen Schäumen entsteht, durch merkliche Volumabnahme des Strahlungscentrums, resp. des Wabeninhaltes.

Als eine sehr wohl begründbare Möglichkeit der Strahlenbildung mit Durchkreuzung aus zwei Kraftcentren dürfen die Erscheinungen der Krystallisation durch „WECKER“ aus übersättigten Lösungen angesehen werden; solche Krystallisationsfiguren geben, wie übrigens auch von RHUMBLER zugegeben und abgebildet wird, sehr täuschende Nachahmungen der karyokinetischen Figur mit deutlicher Strahlendurchkreuzung.[1]) In einem und allerdings anscheinend ausschlaggebenden Punkte weichen diese Nachahmungen von den cellulären Verhältnissen ab. Es ist das Fehlen der gebogenen, durchgehenden Fasern, welche die Centralspindel bilden und wohl stets, wie RHUMBLER richtig hervorhebt, Spannungscentren voraussetzen, somit wirkliche Kraftlinien darstellen.

Es wird jedoch bei diesem Einwande die Entstehungsweise der Spindel gänzlich außer Acht gelassen. Würde dieselbe zwischen zwei voneinander entfernten und nicht verknüpften Attraktionscentren in dem dazwischen liegenden Cytoplasma, eventuell aus bereits vorgebildeten Strahlen- oder Wabensystemen entstehen, da würde allerdings jeder Vergleich mit Krystallisations- oder Fällungscentren usw. versagen und wirkliche Attraktionscentren herangezogen werden müssen; man muß jedoch zugeben, daß kein einziger einwandfreier Fall einer „freien“ Spindelbildung bis jetzt bekannt geworden ist.[2])

Die Centralspindelfasern werden somit im allgemeinen nicht als Kraftlinien zwischen ungleichnamigen Attraktionscentren angesehen werden dürfen; sie werden vielmehr beim Auseinanderweichen der Centralkörper in stetem Zusammenhange mit denselben allmählich ausgesponnen (vgl. S. 251 ff.). Ihre Verbiegungen, d. h. die Spindelform kann in ungezwungener Form darin ihre Erklärung finden, daß das Auseinanderweichen der Centrosomen nicht gleichen Schritt mit dem Wachstum der Fasern hält (DRÜNER). Die große Aehnlichkeit mit Zugtrajektorien ergibt sich jedoch aus anderen Momenten, welche in engster Beziehung zur Funktion und Haupteigenschaften der Spindel stehen. Es muß in der Tat vor allem erörtert werden, durch welche Momente das Auseinanderweichen der Spindelpole vor sich geht? Werden die Centren von der Zellperipherie aus gezogen, werden dieselben durch Stemmwirkung der Spindelfasern auseinandergetrieben oder sind auch andere Faktoren dabei tätig?

Die ältesten, sehr viel Anklang genießenden und unter vielfachen Modifikationen auch jetzt vielfach vertretenen Anschauungen über das Auseinanderweichen der Pole verdanken wir v. BENEDEN. Nach seinen Beobachtungen an der Furchungsspindel des Ascariseies erblickt v. BENEDEN in dem Strahlensystem der achromatischen Figur zwei Systeme, die sog. Cônes principaux (die Hälften der Centralspindel) und die Cônes antipodes, Polkegel; letztere, welche ihr punctum fixum an der Zellmembran, ihr

---

[1]) Vgl. auch oben S. 330.

[2]) Für das vorhin als solche angeführte Ascarisei (BOVERI) scheint eine sehr deutliche Centrodesmose, resp. ursprüngliche Spindel zu bestehen (KOSTANECKI und SIEDLECKI). Die anderen Angaben (z. B. DRÜNER, Spermatocyten des Salamanders, EISEN, Spermatocyten von Batrachoceps) können keine allzugroße Beweiskraft beanspruchen, da ja die verbindenden Fasern in der Mitte so fein sein könnten, daß sie sehr wohl einem scharfen färberischen Nachweis entgehen dürften; die entgegenstehenden, sehr zahlreichen auf die Entstehung der Centralspindel sich beziehenden Angaben (HERMANN, MEVES, RAWITZ, FLEMMING, BOVERI, KOSTANECKI, SIEDLECKI, WIEJECKI, MAC FARLAND, LILLIE u. m. A.) fallen zu schwer ins Gewicht und müssen als ausschlaggebend betrachtet werden.

punctum mobile an den Spindelpolen haben sollten, bewirken durch ihre Kontraktion das Auseinanderweichen der letzteren. Die Auffassung v. BENEDEN's entbehrt einer genügenden tatsächlichen Grundlage (BOVERI, KOSTANECKI, ERLANGER) und steht auch mit einigen Tatsachen in Widerspruch; sie kann aber, vor allem, keinen Anspruch auf allgemeine Gültigkeit erheben, wie es namentlich in ausführlicher Weise zuerst von DRÜNER dargetan wurde.

Sie hat aber trotzdem, wenn auch in einer modifizierten Form, einen weiteren Ausbau, namentlich seitens RABL, M. HEIDENHAIN, KOSTANECKI und in gewissem Sinne auch RHUMBLER erfahren.

Indem HEIDENHAIN das Mikrocentrum (Centrosoma) als den Anheftungspunkt der centrierten Radien der Zelle, die stets im Spannungszustande sich befinden, auffaßt, macht er letztere für das Auseinanderweichen der beiden Centrosomen nach Lösung der Centrodesmose verantwortlich.

In etwas abweichender, allerdings viel komplizierterer und voraussetzungsreicher Weise wird der Vorgang des Auseinanderweichens der Sphären durch RHUMBLER erörtert: indem er in der Hauptsache das starke Imbitionsvermögen des Kernes sowohl für das Hyaloplasma als für das Enchylemm zur Erklärung heranzieht, konstruiert auch er zwei diametral entgegenwirkende Zugkräfte, die zum Auseinanderweichen der Tochtercentren führen.

Die Hypothese von HEIDENHAIN ist streng genommen als eine Weiterentwicklung der zuerst von RABL ausgesprochenen und vertretenen Ansicht über die Zellarchitektur anzusehen; die Unterschiede in der Auffassung beider Autoren, — die ursprüngliche Radiärsymmetrie der Zellen, welche durch Hinzutritt des Kernes in eine Bilateralsymmetrie verwandelt wird, nach HEIDENHAIN, die bilateralsymmetrische Anordnung der Radien selbst, nach RABL, kommen bei dieser speziellen Frage kaum in Betracht.

Sämtliche, auf Zugwirkung der Radien, resp. der Wabenreihen fußende Theorien, bieten in der Frage nach Entstehung der Spindel ebenso zahlreiche unüberwindliche Schwierigkeiten, wie wir ihnen bereits in der Untersuchung der Zelldurchschnürung begegnet waren.

Abgesehen von der mit Recht vielfach betonten Unzulänglichkeit der tatsächlichen Grundlagen für dieselben, lassen sich recht zahlreiche, mit jeder Zugtheorie direkt unverträgliche Tatsachen geltend machen; es ist vor allem das nachweisbare Fehlen jeder festen Verknüpfung der Spindelanlage, resp. des Mikrocentrums mit der Zellmembran, direkt oder durch Vermittlung des allgemeinen Plasmagerüstes. Die Unmöglichkeit der Verknüpfung wird sowohl durch die von ZIEGLER und ERLANGER beobachteten ausgiebigen Oscillationen der Spindel im Zelleibe, durch die Angaben von STRAHL über Equisetum (s. o.), wie schließlich durch die so zahlreichen Tatsachen der Reifungs- und Befruchtungserscheinungen in überzeugendster Weise dargetan. Das freie Wandern des Spermocentrums durch das Eiplasma unter gleichzeitiger Entwicklung der Centralspindel sollte schon allein genügen, um jeden Gedanken an eine derartige Centrierung auszuschließen; ebenso überzeugend sind die Verhältnisse der Richtungsspindel, bei welchen die allerverschiedensten Verhältnisse zur Zelloberfläche möglich sind, die aber samt und sonders den Spannungsgesetzen widersprechen.

Wir glauben somit, daß das Zurückführen des Spindelwachstums auf Zugwirkungen ganz unhaltbar erscheint und daß andere, zum Teil sehr einfache Faktoren zur Erklärung herangezogen werden müssen.

Als solcher erscheint der von Drüner zunächst in Erwägung gezogene, dann von Meves, R. Hertwig u. m. A. vertretene Modus, welcher in einem aktiven Wachstum der Spindelfasern und einer daraus resultierenden Stemmwirkung derselben auf die Pole bestehen soll. Die feinen Fasern können, da sie an beiden Enden fixiert sind, mit Hilfe ganz geringer Biegungselastizität, durch ihr Wachstum eine Stemmwirkung auf die Pole ausüben, namentlich, wenn man die große Zahl derselben und die, vermutlich sehr geringen Widerstände mit in Betracht zieht. Ein großer Vorzug dieser Erklärungsweise liegt auch darin, daß, unter Berücksichtigung eines weiter zu erörternden, durch Reinke hervorgehobenen Momentes, sämtliche vorkommende Modalitäten der Spindel, rein cytoplasmatische, nukleäre, gemischte, mit stumpfen und spitzen Polen versehene, sich derselben ungezwungen fügen.

Der von Reinke zuerst gewürdigte Faktor ist die starke Turgorzunahme der im Zustande der Mitose befindlichen Zellen, wie sie besonders deutlich in flachen oder verzweigten Zellen (Bindegewebe, Flemming; Gefäßendothelien, Reinke) oder in cylindrischen Epithelien zum Ausdruck kommen (vgl. Einleitung zum Teil III).

Wenn man nun die gewiß nicht unberechtigte Annahme macht, daß das Plasmagerüst, resp. Kerngerüst. der zur Teilung schreitenden Zelle in der zukünftigen Längsachse der Spindel nachgiebiger als im Querdurchmesser ist, so könnte die Turgorzunahme genügen, um die parallele Längsanordnung der Elemente der cytoplasmatischen, resp. des Liningerüstes zu erklären. Es wären dann am ehesten die, sonst so rätselhaften Vorgänge der allmählichen Umordnung und Orientierung in der Längsachse verständlich, welche z. B. in den Kernen des Aktinosphärium, wo die Kernanlage unabhängig und durch die Polplatten scharf begrenzt bleibt, bei Infusorien und überhaupt in nukleogenen Spindeln (Netrum, nach Boveri's Nomenklatur) sich abspielen. Inwieweit jedoch das Prinzip eine allgemeine Geltung beanspruchen darf, läßt sich heute wohl kaum übersehen.

Was speziell die stemmende Wirkung der Centralspindel betrifft, so läßt sich eine schwerwiegende Tatsache zu ihren Gunsten verwerten; die centralen Abschnitte der Centralspindel zeigen entschieden, namentlich in den Anaphasen und Telophasen der Mitosen eine bedeutende Widerstandsfähigkeit, wahrscheinlich sogar einen gewissen Grad von Steifheit. Es wäre sonst unerklärlich, wieso größere Abschnitte der Centralspindel, als cylindrische Stäbe, mit den Flemming'schen Zwischenkörperchen fast völlig nackt zwischen den geteilten Zellen persistieren und sogar als Achse für die in den Telophasen vor sich gehenden Verschiebungen der Zellen funktionieren können (vgl. Fig. 151); eine wirkliche Individualisation festerer Plasmafibrillen oder Strahlen, namentlich im Gegensatz zu den vergänglichen Gebilden der Polstrahlungen, scheint jedenfalls für die Elemente der Centralspindel sicher anzunehmen zu sein. Ob dagegen, wie es Meves annimmt, die durch partielle Auflösung der Spindel frei werdenden Strahlen aktiv wachsen und durch Stemmwirkung die Oberfläche des Zellplasmas vorstoßen und dadurch eine Einschnürung der Zelle hervorbringen, ist zum mindesten zweifelhaft. Abgesehen von zahlreichen und trifftigen Einwänden, welche gegen diese Lehre von Rhumbler u. A. vorgebracht werden, ergeben sich gegen die Einschnürung durch Stemmwirkung die gleichen Schwierigkeiten, wie dieselben für eine Zugwirkung der Strahlen nachweisbar waren. Es scheinen aber auch die tatsächlichen von Meves zu gunsten seiner Auffassung vorgebrachten Nachweise, das Vorkommen des aktiven Wachstums der Strahlen in der Aequatorialebene nicht ganz einwandsfrei zu sein.

Teil IV.

Die Zelle als Organismus und Individuum.

Es wurde bereits in der Einleitung darzutun versucht, worin die Eigenart der elementaren Analyse im Gebiete der Biologie liegen könne und warum sie stets unvollständig und einseitig bleiben muß. Das, woran eine echte biologische Analyse scheitern mußte, konnte jedoch für die einseitig morphologische Analyse keine Schwierigkeiten schaffen, da die notwendige Basis für dieselbe, abgesehen von theoretischen Erwägungen und Desiderata, in der Beschaffenheit des Objekts selbst direkt vorlag und bei weiter und tiefer vordringender Analyse immer reichere Früchte brachte, und mit dem einem wesentlichen Teil ihrer Aufgabe bereits am Ende ist. Daß die Zelle ein morphologisches Element des vielzelligen Organismus ist, kann als feststehend angesehen werden, indem die Abstammung aller Gewebe aus Zellen resp. ihren Produkten und ausschließlich aus denselben leicht und sicher abzuleiten ist; es bleibt dabei allerdings in suspenso, ob die Zellen als tatsächliche letzte morphologische Elemente angesehen werden dürften, ob nicht noch eine weitergehende Zerlegung durchzuführen wäre. Eine positive Beantwortung wird diese Möglichkeit allerdings nicht sobald erfahren können, weil sich in diesem Falle rein morphologische Fragen notwendigerweise mit weniger eindeutigen biologischen fest verweben; wenn eine solche Analyse der Zelle irgend einen Sinn haben sollte, so müßte dieselbe das Bestehen mehrerer kleinerer Lebensherde innerhalb der Zelle dartun — die Definition des Lebendigseins der letzteren wird jedoch ebenso schwer gelingen können, wie ein wirklicher strikter Nachweis derselben innerhalb bestimmter Zellbestandteile. Die zahlreichen bis jetzt gemachten Versuche, die morphologischen Befunde in diesem Sinne biologisch zu verwerten, wie z. B. die Altmann'sche Bioblastenlehre, sind als fehlgeschlagen anzusehen; die anderen mit ultramikroskopischem Einheiten operierenden Vorstellungen können ihrerseits für unsere Betrachtung nicht ins Gewicht fallen.

Die erfolgreiche morphologische Elementaranalyse der höheren Organismen hat jedoch, und zwar ohne genügenden Tatsachenzwang, eine entsprechende biologische Verwertung der Befunde nach sich ge-

führt, indem man schon frühzeitig, die Zellen auch als biologische Elemente auffassend, denselben den Wert von Elementarorganismen beilegte (Brücke) und den vielzelligen Organismus als einen komplizierten socialen Komplex einzelner Elementarorganismen sich vorstellte (Virchow). Man schuf somit den Begriff des Elementarorganismus und übertrug denselben gleichzeitig auf die Zelle.

Dieser Begriff muß jedoch nach zwei Seiten hin scharf begrenzt und präzisiert werden; vorausgesetzt, daß uns ein ähnliches Untersuchungsobjekt gegeben ist, wie es mit der Zelle der Fall ist, so muß zunächst eine genügende Begründung seiner „elementaren“ Natur gegeben werden; es muß aber andrerseits auch sein Charakter als „Organismus“ dargetan werden.

Ein tieferes Eingehen auf das erstere Problem zeigt uns jedoch, daß die gewünschte Charakteristik nur auf wesentlich negativem Wege erreicht werden kann, indem weniger das Getriebe selbst eines als „elementar“ anzuerkennenden Organismus, als vielmehr seine Beziehungen resp. Unterschiede im Vergleich zu einem „zusammengesetzten“ uns über seine wirkliche Stellung aufzuklären vermögen.

Wenn wir in der Organismenreihe hinuntersteigend, durch die niederen Vielzelligen schließlich zu einem freilebenden Einzelligen gelangen, so kann ja in der Tat die Einfachheit des letzteren, als rein relativ und in mancher Hinsicht graduell, für ein scharfes Kriterium eines „Elementes“ keinesfalls ausreichen. Auch die für den chemischen Begriff eines Elementes ausreichende „Nichtzerlegbarkeit“ läßt in unserem Falle durchaus keine Verwertung zu, da sowohl die „Zerlegbarkeit“ eines vielzelligen Wesens als die „Nichtzerlegbarkeit“ einer Zelle, sogar einer anderen hypothetischen biologischen Einheit, durchaus schwankende und unbestimmte Grenzen aufweist. Es müßten aber auch folgerichtig die zur Charakteristik eines „Elementarorganismus“ notwendigen Kriterien in erster Linie aus den Ergebnissen dieser Zusammenstellung geschöpft werden, was jedoch, wie wir noch sehen werden, in vielen Fällen unterlassen wird und daraus Gegensätze entstehen, welche, streng genommen, zum Aufgeben der „elementaren“ Natur der Zelle führen sollten.

Ist uns die Definition desjenigen, was wir als elementar aufzufassen haben, gelungen, so müssen sichere Kriterien aufgestellt werden, welche uns das Recht geben könnten, die Zelle, oder richtiger eine bestimmte Zelle für einen echten „Organismus“ anzusprechen. Eine bestimmte Anomogeneität ist für einen Organismus etwas selbstverständliches und braucht nicht speziell hervorgehoben zu werden. Weniger selbstverständlich wäre die Behauptung, ein echter Organismus müsse in sich alle Bedingungen zur selbständigen Existenz besitzen. Ein Abschnitt der lebenden Substanz, welcher im abgetrennten Zustande, wie die allermeisten Körperzellen der höheren Organismen, dem Untergange geweiht wäre, könnte demnach nicht als echter Organismus gelten. Obwohl an sich berechtigt, könnte diese Aufstellung gewisse Faktoren, welche mehr nebensächlicher Natur sind, zu sehr in den Vordergrund stellen, da der Grad der Lebensfähigkeit einer Zelle in gar keinem Verhältnisse zu ihrer Organisationshöhe, oder richtiger im umgekehrten Verhältnisse zur selben steht.

Wir wollen nun versuchen, den Schwerpunkt der Definition eines Organismus auf seine Individualität

zu verlegen, indem wir letztere dort erblicken werden, wo eine simultane Tätigkeit der einzelnen konstituierenden Elemente derartig gegenseitig geregelt oder koordiniert ist, daß durch dieselbe eine Stabilität der Eigenschaften, ev. der Form des Ganzen garantiert wird. In dieser, wie wir glauben, kardinalen Charakteristik wird das Individuum mit einer Maschine verglichen und darin die gesuchte Grundlage für eine präzise Fassung erreicht. Denn auch in der anorganischen Welt setzt ein dauerndes harmonisches Zusammenwirken mehrerer Einzelfaktoren mit Erhaltung des Systems, eine bestimmte gesetzmäßige Organisation des letzteren voraus.

Das harmonische Zusammenwirken mehrerer Einzelfaktoren, welches man auch als ihre Koordination bezeichnen kann, wird uns somit für die Charakteristik eines Individuums oder eines Organismus ausreichen müssen. Wir werden dieselben, somit auch eine Individualität stets da vermissen, wo entweder das Getriebe innerhalb des Untersuchungsobjektes keine progressiven oder konservativen, sondern destruierende Tendenzen aufweist, oder, was mehr ins Gewicht fällt, wo wir im Geschehen desselben keine Gliederung entdecken können, welche auf ein koordiniertes Zusammenwirken mehrerer Elemente hindeuten könnte, vielmehr ersteres als völlig homogen erkennen; es wird allerdings dabei stets der Beweis zu erbringen sein, daß die bei der Koordination in Betracht kommenden Faktoren nur durch eine gemeinsame funktionale Abhängigkeit von einem dritten Faktor oder untereinander verknüpft sind. Wenn wir uns z. B. zur Erläuterung des Gesagten innerhalb eines Systems mehrere chemische Umsätze oder Bewegungsphänomene denken, so muß der Beweis erbracht werden, daß der Prozeß b nicht etwa die direkte Folge oder Fortsetzung des Vorganges a ist usw., sondern daß die unabhängigen Reaktionen a, b, c usw. harmonisch ineinander greifen und ein stabiles System vermöge ihrer gemeinsamen Beziehungen zu einem Faktor liefern.

Wenn wir nun zu unserer ersten Aufgabe zurückkehren und den Unterschied zwischen elementaren und zusammengesetzten Organismen zu präzisieren suchen, so müssen wir von der selbstverständlichen aber folgenschweren Tatsache ausgehen, daß letzterer ein harmonisches Zusammenwirken einer Anzahl der ersteren voraussetzt. Auf unser spezielles Objekt übertragen, erheben sich aber schon aus dieser Konstatierung einige Fragen, deren Beantwortung uns zum Ziele führen dürfte:

1. Ist der vielzellige Organismus in all seinen Eigenschaften einzig Funktion seiner Einzelelemente, der Zellen, oder noch anderer Veränderlichen? Wenn letzteres prinzipiell zu bejahen, so

2. sind die Einzelteile in ihrer biologischen Bedeutung praktisch den übrigen unabhängigen Veränderlichen innerhalb des zusammengesetzten Organismus weit überlegen?

3. Involviert die positive Beantwortung der Frage 1 unabhängig von der Frage 2 eine Geschehensart in den zusammengesetzten Organismen, welche seinen Elementen nicht zukommt?

4. Wenn ja, läßt sich diese Geschehensart scharf umschreiben oder definieren?

Bei der Beantwortung der ersten Frage müssen die genetischen

Beziehungen der Einzelzellen von ihren funktionellen Beziehungen streng geschieden werden. Insofern alle Zellen eines zusammengesetzten Organismus aus einer Quelle, der Eizelle, entstehen, ist natürlich auch das Metazoon selbst als Funktion dieser einen Veränderlichen und dadurch auch seiner Einzelzellen zu betrachten. Treten verschiedene Zellgruppen des zusammengesetzten Organismus in funktionale Abhängigkeit von verschiedenen Veränderlichen a, b, c ..., so wird natürlich auch der Organismus selbst zugleich Funktion dieser Faktoren werden. Die Faktoren a, b, c ... können aber ihrerseits durch weitere Beziehungen P, Q ... usw. miteinander verknüpft werden, die dann selbstverständlich sich nur auf die Eigenschaften des zusammengesetzten Ganzen, nicht aber seiner Komponenten beziehen.

Denken wir uns das Gesagte an einem Beispiele verwirklicht: Es finden z. B. im Metazoonkörper gleichzeitig folgende Prozesse statt: eine Anzahl Muskelzellen werden unter dem Einflusse eines nervösen Impulses kontrahiert (die Elemente a, b, ... Funktionen von A); in einer Drüse findet ein Sekretionsvorgang statt (Elemente b, b ... Funktionen von B); ein Sinnesorgan löst im Gehirn eine Empfindung aus (c, c ... Funktionen von C). Die Vorgänge A und B wären beide von einem Moment P (z. B. psychischer Affekt) abhängig, desgleichen B und C gemeinsam von einem anderen — Q, vielleicht A und C von einem dritten — U usw. Es resultiert daraus die Möglichkeit partieller, in sich abgeschlossener Kombinationen oder Koordinationen, welche ihrerseits voneinander unabhängig im Organismus ablaufen und, da sie voneinander unabhängig, einander nicht durchkreuzen.

Da z. B. die Prozesse A und B miteinander durch ihre Abhängigkeit von P verknüpft werden, so resultiert daraus, daß eine Veränderung in P (z. B. ein psychischer Affekt) sowohl A (Muskelkontraktion) wie B (Sekretion einer Drüse) beeinflußt; wird aber A vermöge seiner Abhängigkeit von Q beeinflußt, so kann B dabei ganz unbeeinflußt bleiben. Diese in einem hochgebauten Organismus ins Unendliche gehende Mannigfaltigkeiten der Verknüpfungsweisen haben eine unbegrenzte Mannigfaltigkeit von freien Kombinationen zur Folge. Da dieses Geschehen eine Vielheit von biologischen Elementen voraussetzt, ist es für ein Element undenkbar und kann für eine Unterscheidungscharakteristik von elementaren und zusammengesetzten Mechanismen genügen.

Um das Gesagte kurz zusammenzufassen, können wir uns folgendermaßen ausdrücken: Sind in einem Organismus einzelne, unabhängig-beeinflußbare, lebenswichtige Bestandteile vorhanden, welche durch ihre Geschehensweise ihre harmonische Gliederung verraten, so kann er nicht elementar sein; sind alle Bestandteile (resp. alle Prozesse) untereinander funktional verknüpft, so steht der Auffassung des betreffenden Organismus als eines elementaren nichts im Wege.

Die im obigen als P, Q ... bezeichneten Faktoren des Geschehens in einem zusammengesetzten Organismus werden gewöhnlich als „Centren“ desselben bezeichnet.

Der Begriff des Centrums in der Metazoenphysiologie bezieht

sich ausschließlich auf nervöse Centralorgane. Es soll damit zunächst der Tatsache Ausdruck verliehen werden, daß ein geordnetes koordiniertes Geschehen in einem Organe oder Körperteile von einem Impuls eines bestimmten cirkumskripten Bezirkes des Centralnervensystems ausgeht, oder eine an der Körperperipherie erfolgte Reizung oder Zustandsveränderung, vermöge der Eigenschaften cirkumskripter Gehirnbezirke, das Zustandekommen von Empfindungen und anderen psychischen Akten veranlaßt.

Es ist von Wichtigkeit, daß beim Zustandekommen eines centripetalen Aktes, der periphere Teil des Systems — z. B. ein Sinnesorgan, bei einem centrifugalen Akt — umgekehrt das Centrum bis zu einem gewissen Grade ersetzbar ist oder theoretisch weggedacht werden kann. Die Specificitäten der Empfindungen können ja bis zu einem gewissen Grade durch direkte Reizung der zuführenden Nervenstämme centralwärts von den Sinnesorganen ausgelöst werden und umgekehrt, die Muskelbewegungen durch Reizung der Nervenstämme peripherwärts von den Ganglienzellen. Dem Wesen und dem Zwecke der Empfindungen entspricht das Zusammenfügen der Einzelelemente oder Einzelempfindungen zu einem einheitlichen Ganzen, zu einem Centrum — eine Ausnahme aus dieser Regel ist nur in den Fällen denkbar, wo es sich um ganz bestimmte, lokale Reflexbögen handelt, wo somit eine lokale Reizwirkung als ausschließlicher Effekt eine ebenso lokale und lokalisierte Reaktion (Auslösung) zur Folge hat.

Ein motorisches Centrum ist dagegen stets als eine sekundär erreichte Differenzierung oder höhere Ausbildung eines im Prinzip einfachen Systems, eines auf Reize durch Formveränderungen reagierenden Gebildes denkbar. Diese Differenzierung, welche in einer räumlichen Sonderung des reizperceptorischen Apparates (der Ganglienzelle) von dem den Formwechsel ausführenden besteht, wird entweder durch räumliche Verhältnisse des ganzen Organismus (gewissermaßen Raumökonomie) oder durch ähnliche Momente hervorgerufen. Wenn wir in der Metazoenreihe von den obersten Repräsentanten angefangen, zu den tiefer stehenden übergehen, so sehen wir, wie schnell die motorischen Centren in ihrer Bedeutung zurückgehen und schließlich, bei Coelenteraten angelangt, als solche zum Teil oder vollständig verschwinden, wie es namentlich die schönen Untersuchungen von Loeb u. A. zeigen. Wenn man bei Coelenteraten auf einen Nervenplexus stößt, so ist er nicht etwa zu einer Einheit verbunden oder aus Teilen verschiedener Ordnung (Centren niederer und höherer Ordnung) aufgebaut, sondern besteht in allen seinen Teilen gleichmäßig aus lauter koordinierten, gleichwertigen Einheiten. Eine Totalextirpation des Hauptganglion der Ascidie Ciona intestinalis (Loeb, Magnus) führt nur relativ geringe Bewegungs- oder Koordinationsstörungen nach sich. Die bewegenden Organe oder Elemente sind auch zugleich die reizpercipierenden.

Wenn man diese Tatsachen in Erwägung zieht, so ergeben sich fast zwingende Schlußfolgerungen, welche der Ausdehnung des Centrenbegriffes auf den Elementarorganismus sehr enge Schranken setzen. Solange man den Standpunkt vertritt (und es dürfte ja allgemein der Fall sein), daß das celluläre Geschehen ein relativ elementares ist, kann man auch in richtiger Konsequenz den

Zellen keine spezielle Differenzierungen für Funktionen zumuten, welche bei den Metazoen in ganz analoger Weise ohne solche ablaufen. Wenn wir uns z. B. zur Evidenz überzeugt haben, daß die so komplizierten und zweckmäßig scheinenden, koordinierten Bewegungen des Tentakelkranzes einer Actinie, ohne jede Andeutung eines motorischen Centrums ablaufen, und zwar, sowohl die Bewegungen jeder Tentakel an sich betrachtet, wie der Tentakelkrone als Ganzes, so ist es ein direkter methodologischer Fehler, für die in ähnlicher Weise ablaufenden Bewegungen der Pseudopodien eines Rhizopoden oder Heliozoon, oder für die Flimmerhaare einer Zelle, nach motorischen Centren zu suchen, ohne daß ein direkter Tatsachenzwang vorliegt.

Diese allgemeinen Erwägungen können allerdings eine bindende Beweiskraft keinesfalls beanspruchen, die vorliegenden Probleme müssen vielmehr an der Hand der Tatsachen in rein objektiver Weise geprüft werden.

Wir wollen somit versuchen, die von uns aufgestellten Kriterien auf die Prüfung der Frage anzuwenden, ob uns in den Zellen wirkliche „Organismen" vorliegen und ob dieselben als „elementar" aufzufassen sind; es wird die Erörterung dieser Fragen gleichzeitig das einzig mögliche Entscheidungsmittel darüber sein, ob wir neben der gesicherten Einheit der Zelle im morphologischen Sinne durch die ganze unerschöpfliche Mannigfaltigkeit ihrer Erscheinungsformen, auch an der biologischen Einheitlichkeit der Zelle noch festhalten dürfen.

So selbstverständlich es auch ist, daß eine frei lebende Protozoenzelle ein Organismus ist, so wenig kann diese Dignität einer Zelle eines Metazoon a priori vindiziert werden; sollte sich letzteres nach objektiver Prüfung als begründet erweisen, so müßte zur definitiven Vereinheitlichung des Begriffes, der Nachweis erbracht werden, daß die einzelligen Organismen, oder z. B. die Eizellen, auch tatsächlich elementar sind, vorausgesetzt daß letzteres für die Gewebszellen als feststehend angesehen werden darf.

Es wird daher keiner weiteren Begründung bedürfen, wenn wir in der Untersuchung der uns interessierenden Fragen gesondert die Protisten und die Metazoen- resp. Metaphytenzellen untersuchen, und auch innerhalb letzterer, aus weiter zu erörternden Gründen eine scharfe Scheidung der Entwicklungsträger — der Eizellen, resp. der Blastomeren, von den eigentlichen Gewebszellen des wachsenden oder des erwachsenen Organismus vornehmen. Innerhalb jeder Klasse muß jedoch die eingangs aufgeworfene Frage ganz allseitig geprüft und dementsprechend auch die Gesamtheit der vitalen Leistungen der betreffenden Zelle untersucht werden.

Kapitel X.

Die Protistenzelle.

Wenn wir unsere Untersuchung mit der Zelle der Protisten beginnen, so dürfte es sich vor allem als zweckmäßig erweisen, in erster Linie die elementaren, in vorangegangenen Teilen ausführlich geschilderten Lebensäußerungen derselben Revue zu passieren, um nach Möglichkeit ein Urteil über die dabei zum Vorschein kommenden Koordinationsmöglichkeiten, resp. Anwesenheit der Centren zu gewinnen.

In besonderem Maße ausgiebig dürfte dabei die experimentelle Beeinflussung des Geschehens sich erweisen, da durch die Ablenkung der verschiedenen Prozesse aus ihren normalen Bahnen, im atypischen Geschehen, die gesuchten gegenseitigen Beziehungen der Einzelteile mit besonderer Klarheit zum Vorschein kommen müßten. Ein unermeßliches, in der letzten Zeit sehr eifrig gepflegtes Untersuchungsfeld ist speziell in der Erforschung der Bewegungsreaktionen der einzelligen Organismen auf verschiedene äußere Reize, gelegen; obwohl auf diesem Wege so manche sichere und hochwichtige Resultate erzielt wurden, liegt entschieden eine Uebertreibung der Methode in dem Bestreben, allein auf dieselben gestützt, allgemeine Schlußfolgerungen über das Wesen der Organisation, ja über die psychischen Eigenschaften dieser Organismen zu machen. Es wird dabei ganz außer acht gelassen, daß die Bewegungserscheinungen der Protisten einen nur recht geringen Bruchteil ihrer Gesamtleistungen, und zwar der elementarsten Natur bilden, daß abgesehen von dem uns weniger zugängigen Komplexe der stofflichen Umsätze in den Zellen, ihren Vermehrungserscheinungen, auch die komplizierten Prozesse der Entwicklung der Körperformen, der Regeneration usw. bei den höheren Protozoen ebenso wie bei den Metazoen, im Gesamtbilde berücksichtigt werden müssen.

Die Bewegungserscheinungen der Zellen, ob mit Formwechsel des Ganzen oder der Einzelteile oder nur mit Ortswechsel verknüpft, setzten selbstverständlich gewisse, in der Zellbeschaffenheit gegebene Bedingungen und hinzukommende, veranlassende Bewegungsursachen voraus.

Es war die Hauptaufgabe des ersten Teiles des Werkes, uns eine,

unserem heutigen Wissen entsprechende, genauere Einsicht in die Bedingungen des Bewegungssystems zu verschaffen, welche in letzter Instanz auf strukturelle und zum Teil auf chemische Eigenschaften der Zelle zurückgeführt werden können.

Wenn wir uns nun die Erforschung der Ursache oder der Ursachen der Bewegungserscheinungen der Zelle zur Aufgabe stellen, so haben wir zunächst mit der alten Einteilung in innere und äußere zu rechnen: wenn auch das klassifikatorische Prinzip selbst zuweilen einem nur nebensächlichen Verhalten Rechnung trägt, so fällt es andererseits mit einem sehr wichtigen Momente zusammen: die „inneren" Ursachen werden zum großen Teil lebensnotwendig, das Wesen der gegebenen Zelle ausmachend, die „äußeren" Ursachen, ihrem Wesen gemäß, von mehr accidentellem Charakter sein. — Auf die „inneren" Ursachen werden wir vorwiegend das „automatische", in vielen Fällen rhythmische, stets typische Geschehen der Zelle zurückführen müssen, die „äußeren" Ursachen veranlassen das „atypische" Geschehen.

Die Beobachtung der Zelle unter ausschließlicher Herrschaft der inneren Ursachen, unter völligem Abschluß der Außenwelt, was in der Wirklichkeit nur in sehr annähernder Weise vollziehbar ist, vermag uns somit nur die eine Seite des Zellebens und Zellgetriebs, welche wir unter einem vorwiegend maschinellen oder strukturellen Gesichtspunkte auffassen, aufzudecken. Die eigentliche „Reaktionsfähigkeit" der Zelle und somit eine schier unendliche Kompliziertheit ihres Geschehens wird uns nur durch das „atypische" Verhalten den äußeren Ursachen gegenüber aufgedeckt und damit gleichzeitig eine Fülle neuer schwierigster Probleme eröffnet.

Die wichtigste Waffe der Biologie, wie der Naturwissenschaft im allgemeinen, die experimentelle Untersuchung, d. h. die Schaffung eines „atypischen" Geschehens durch künstlich gesetzte Bedingungen, muß auch gleichzeitig mit den möglichen, in vielen Fällen sogar wahrscheinlichen oder sicheren qualitativen Verschiedenheiten der „inneren" konstanten oder „typischen" und der äußeren „atypischen" Ursachen rechnen müssen und diese methodologische Schwierigkeit macht ihre Ergebnisse vielfach so unsicher. Wenn wir z. B. zur Erforschung der Ursachen der Flimmerbewegung schreiten, so könnten wir anscheinend folgendermaßen argumentieren: durch die in der Struktur der Flimmerzelle gegebenen Bedingungen werden die durch Spaltungsprozesse des Protoplasmas entstehenden Energieumsätze zur Ursache der Flimmerbewegung. Um über die Art dieser Energieen Aufklärung zu erlangen, versuchen wir die Bewegung zu beeinflussen, wenn möglich qualitativ oder wenigstens „quantitativ": wenn wir in der Tat erfahren, daß durch schwache Alkalescenz des Mediums, durch elektrische Ströme usw., die Flimmerbewegung gesteigert wird, so wäre die Versuchung groß, auch das normale Geschehen auf ähnliche Momente zurückzuführen, wenn auch andererseits die Mannigfaltigkeit und Verschiedenheit der die Flimmerbewegung gleichsinnig beeinflussenden Faktoren uns sofort über den Trugschluß aufklärt. So offenkundig auch der methodologische Fehler in diesem Falle zu liegen scheint, so oft wird in analoger Weise durch Studium des atypischen Geschehens gesündigt. Es hat z. B. die viel umstrittene Frage über das Nötigsein der Schwerkraft für die Entwicklung des Froscheies vielfach zu falschen Schlußfolgerungen geführt, indem aus künstlich gesetzten Veränderungen des normalen Gleichgewichtszustandes des Eies und den dadurch entstandenen Atypien, auf das Eingreifen der Schwerkraft im normalen Entwicklungsgange des Eies gefolgert wurde.

In noch weiterem Umfange wurden die interessanten Ergebnisse der experimentellen Forschung zur Beurteilung des normalen Geschehens in den wunderbaren Erscheinungen der Zellteilung, der Befruchtung usw. mißbraucht — indem z. B. aus der Beeinflußbarkeit der Teilungserscheinungen der Zelle durch chemische Einflüsse, auch die normale Befruchtung als ein chemischer Prozeß aufgefaßt wurde (vgl. dagegen BOVERI).

Es muß gegen ähnliche methodologische Irrtümer ein entschiedener Widerspruch erhoben werden.

Die große Bedeutung des biologischen Experimentes, namentlich in seiner Anwendung auf das celluläre Geschehen, ist heute vorwiegend im Sinne der Extensität unserer Kenntnisse des Zellgetriebes zu suchen: die Aufdeckung der Beeinflußbarkeit des letzteren durch äußere Einflüsse und, was vielleicht noch wichtiger ist, der Atypie des Geschehens unter Einwirkung accidenteller Ursachen, gibt uns ganz neue Vorstellungen über das Wesen der Zelle und der biologischen Prozesse — ein intensiveres Eindringen in das Wesen der normal ablaufenden Prozesse wird uns jedoch nur in selteneren Fällen dadurch ermöglicht.

Als erstes Erfordernis wird aber in allen Fällen eine genauere Kenntnis des Angriffspunktes der äußeren Ursache innerhalb des reagierenden Organismus resp. der Zellen gelten müssen; derselbe wird ja nur in selteneren Fällen mit dem Ort des atypischen Geschehens zusammenfallen können. Ein Beispiel aus der Physiologie der Wirbeltiere mag uns dieses Verhältnis verdeutlichen: eine Strychningabe führt zu tetanischen Krämpfen der willkürlichen Körpermuskulatur — somit zu einer, wenn nicht direkt atypischen, so doch gesteigerten Leistung derselben; es muß nun zunächst die Entscheidung darüber gefällt werden, ob die Muskulatur selbst die Angriffspunkte für die Giftwirkung liefert; wenn nein, so bleiben noch einige Möglichkeiten in Bezug auf das Nervensystem: es können zuführende oder abführende Nerven der Reflexbogen im Rückenmark, oder der Reflexmechanismus des letzteren selbst, oder die Großhirnrinde oder die Pyramidenbahnen in Betracht kommen. Je nach der in diesem Falle durch Kontrollexperimente möglichen Entscheidung werden auch die biologische Wichtigkeit und Charakter der Strychnineinwirkung bedeutend modifiziert, da z. B. eine Lähmung oder gar Abtötung der reflexhemmenden Bahnen — ein viel einfacherer und verständlicherer Vorgang als ein die Bewegung auslösender Reizzustand ist.

Wenn wir uns nun die Anzahl der vorliegenden Mannigfaltigkeiten und der Schwierigkeiten in diesem einfachen Beispiele vergegenwärtigen, so wird uns klar, wie wenig Einsicht uns die bloße Kenntnis der Tatsache, daß eine frei schwimmende Zelle auf einen chemischen Reiz hin reagiert, in das Getriebe der motorischen Funktionen der betreffenden Zelle selbst gewährt.

Es erhellt daraus die Notwendigkeit, zwei Probleme streng auseinanderzu halten: das Getriebe der Zelle unter gleichbleibenden oder wenigstens typisch und ständig wiederkehrenden äußeren Verhältnissen, ist nur in seltenen Fällen und mit aller Vorsicht mit der Reaktion der Zelle auf atypische Einflüsse in Konnex zu bringen, die Kenntnis der Reaktionsfähigkeit erweitert dagegen in einem ungeahnten Maße unsere Vorstellung über die Gesamtleistungen der Zelle.

Eine Brücke zwischen diesen zwei, anscheinend so weit auseinanderliegenden Geschehensweisen, wird allerdings dadurch geschlagen, daß eine Anzahl von spezifisch gestalteten Zellen ihrem typischen Geschehen nur unter Voraussetzung äußerer Einflüsse obliegen können, wie es z. B. mit den Muskelzellen der Fall ist. Wir müssen somit hier, wie auch in vielen

anderen Fällen, eine scharfe Unterscheidung von inneren und äußeren Ursachen vollständig fallen lassen. In Bezug auf die Bewegungserscheinungen der Zelle ist allerdings nur bei der Muskelkontraktion ein Zufluß eines äußeren Anlasses von außen als unbedingt notwendig zu betrachten.

Es ist hier der passendste Ort, den Umstand hervorzuheben, daß unsere Untersuchung der biologischen Organisation der Protisten, in der systematischen Stellung einer gegebenen Spezies keine für alle Fälle untrügliche Richtschnur erblicken kann, da die objektive Prüfung ihrer Reaktionsfähigkeit auf äußere Reize, somit zum Teil ihres ganzen Gebarens, sehr wesentlich von der Anwesenheit spezieller, stabiler Bewegungsorgane, der Cilien oder Geißeln abhängt.

Obwohl letztere auch einen eminenten systematischen Wert besitzen, kommen einige Mischformen, wie die Mastigamöben einerseits, die sehr interessanten Multicilien (CIENKOWSKY, LAUTERBORN, PENARD) andererseits, welche die scharfe Sonderung der Plasmodromen und Ciliaten zum Teil verwischend, eine Einteilung der zu behandelnden Formen vielmehr je nach Vorhandensein der Formkonstanz oder nach Fehlen derselben erheischen; es können daher auch die niedersten Organismen — die mit einer Membran und konstanter Eigenform, aber auch vielfach mit echten Geißeln versehenen Bakterien, vorläufig in unsere Betrachtung nicht mit hineingezogen werden.

Da uns eine systematische, objektive Prüfung des Verhaltens der Einzelligen in der Hauptsache an ihren Bewegungsreaktionen gegeben ist, und da letztere in den beiden nach den Lokomotionsorganen eingeteilten Klassen grundverschieden ausfallen, werden wir gesondert, zunächst die Plasmodromen, dann sämtliche mit Cilien versehenen Einzelligen einer Betrachtung unterziehen.

Die Betrachtung des Mechanismus des apolaren (amöboiden) Formwechsels (Kap. II) führte uns zu folgenden Ergebnissen:

1. Ein, im Innern des Zellkörpers mechanisch tätiges, Formwechsel erzeugendes Organ ist auszuschließen, ebenso eine Centrierung des ganzen Zelleibes;

2. Eine Einheitlichkeit in der Bewegung des Zellkörpers ist bei amöboid beweglichen Protozoen nicht zu erkennen, da minimale und willkürlich hergestellte Bruchteile des Organismus dieselben Bewegungstypen aufweisen.

3. Der Mechanismus des apolaren Formwechsels ist eine Funktion eines ausschlaggebenden Faktors — der Anomogeneität der Oberflächenspannung.

Da ein nie aufhörender, stets variierender Formwechsel in den amöboiden Zellen unter anscheinend konstanten Bedingungen des Außenmediums stattfindet, müssen die Bedingungen für die wechselnde Anomogeneität des Protoplasmas, resp. ihre Oberflächenspannung, in den inneren stofflichen Umsätzen gesucht werden. Diese, schon a priori wahrscheinliche Annahme wird des weiteren durch das Verhalten des Amöbenleibes unter Bedingungen gestützt, welche als den Stoffwechsel befördernd, resp. denselben herabsetzend angesehen werden müssen. Wie die zahlreichen älteren Beobachtungen an Leukocyten und Rhizopoden zur Evidenz nachweisen, bringt eine Temperatursteigerung des umgebenden Mediums eine bedeutende Zunahme der Intensität und Mannigfaltigkeit des amöboiden Formwechsels, eine Abkühlung — einen fast völligen Stillstand und Abkugelung des Organismus; die gleiche Abkugelung, welche auf einen Ausgleich

der lokalen stofflichen Differenzen hinweist, ist auch zugleich das erste Zeichen des Absterbens jedes amöboiden Protoplasmas.

Wenn somit, wie von verschiedenen Seiten und unter verschiedenen Ausgangspunkten hervorgehoben wurde, der amöboide Gestaltwechsel im allgemeinen als Ausfluß von chemischen Umsätzen im Protoplasma angesehen werden darf, so ist durchaus zulässig, solange Tatsachen nicht widersprechen, auch die Beeinflußbarkeit der amöboiden Bewegung durch äußere Einflüsse oder Reize, auf Wirkungen derselben auf die Oberflächenschichten zurückzuführen. Wir würden von diesem Standpunkte allerdings nicht eine eigentliche Reizwirkung im Sinne der Physiologie, eine Auslösung eines fertigen, der Zelle inhärenten Mechanismus durch einen in keinem quantitativen Verhältnis zur Wirkung stehenden Reiz vor uns haben; es würde vielmehr die durch den hinzukommenden äußeren Einfluß erfolgte Bewegung stets auf rein lokalen dadurch erzeugten Umsätzen des betreffenden Zellbezirkes beruhen müssen. Am klarsten scheint dieses Verhalten in der von Verworn an Amöben nachgewiesenen Erscheinung des Galvanotropismus zu sein: „Schickt man", wie es zuerst Verworn ('96) getan, durch den Amöbenkörper (Amoeba proteus), wenn er nach verschiedenen Richtungen hin seine Pseudopodien ausstreckt, einen konstanten Strom, so sieht man, daß er alsbald die typische Form der Amoeba limax annimmt, z. B. die langgestreckte Form, bei der das Protoplasma in einer einzigen Richtung fließt, so daß der ganze Körper gewissermaßen ein einziges dickes, großes Pseudopodium bildet. Dabei zeigt sich, daß der langgestreckte Körper an der Anode kontraktorisch erregt ist ... während an der Kathode im Gegenteil eine Expansion erfolgt, denn hier breitet sich das Protoplasma zu einem breiten Lappen aus" (S. 498, 901).

Diese Einwirkungen des galvanischen Stroms, welche nach Verworn als „kontraktorische" und „expansorische" Erregung und infolgedessen Störung des Gleichgewichtes des „Biotonus" des Plasmas aufgefaßt werden müssen, lassen wohl nach den Feststellungen von Loeb und Budgett in Bezug auf das amöboide Plasma eine schärfere physikalische Fassung zu, indem letztere Autoren es sehr wahrscheinlich gemacht, daß durch den galvanischen Strom an der Anodenseite des Organismus freies Alkali gebildet wird; es liegt somit die Möglichkeit und Wahrscheinlichkeit vor, den von außen zugeführten Einfluß nicht mehr als einen nur auslösenden „Reiz", sondern als eine unmittelbare Bewegungsursache durch Schaffung der Anomogeneität der Oberflächenspannung aufzufassen.

In ähnlichem Sinne können wir wohl im Anschluß an Rhumbler auch die interessanten Versuche von Verworn über die chemische Beeinflußbarkeit der Amöben verwerten. Setzt man einer Kultur von Amoeba limax sehr geringe Mengen Kalilauge zu, so „ziehen sich die Amöben zunächst sämtlich kugelig zusammen, aber bald darauf treten an den Kugeloberflächen feine, spitze Pseudopodien hervor, die länger und länger werden und schließlich wie lange, spitze Dornen erscheinen. So nehmen die Amöben im Laufe von ca. 15—20 Minuten die Gestalt einer sehr charakteristischen „Amoeba radiosa" an, und in dieser Form, deren Bewegungen sehr träge sind, verharren die Amöben, solange die alkalische Beschaffenheit des Mediums andauert."

Das ausgiebigste Feld zur näheren Präzisierung der Reaktionsweise der amöboiden Organismen auf äußere Einwirkung wird wohl

durch die so merkwürdigen Vorgänge der Nahrungsaufnahme geboten; die ausführliche Schilderung der diesbezüglichen Tatsachen im Teil II hatte uns schon dort den Schluß aufgezwungen, daß der von den Nahrungsstoffen ausgeübte „Reiz" in der Wirklichkeit auf direkte Beeinflussung der Oberflächenspannung des Amöbenplasmas zurückgeführt werden muß.

Der Formwechsel fällt bei den Amöben, Rhizopoden und Leukocyten vielfach mit Ortswechsel zusammen, da letzterer auf ersterem beruht. Eine Durchmusterung der Gesamtheit der Bewegungserscheinungen der amöboiden Organismen und ihrer Ursachen und Gründe muß selbstverständlich auch den bestimmt gerichteten Ortswechsel mit in Betracht ziehen. In konstante Bedingungen versetzt und äußeren Reizen entzogen, scheinen die Rhizopoden ausgiebige Ortsverschiebungen nicht oder nur in geringem Maße vorzunehmen; letztere treten jedoch im ausgiebigen Maße als Reaktion auf äußere Einflüsse ein. Das Kriechen der Amöben gegen die Kathode in einem galvanischen Feld läßt sich mit Verworn in völlig befriedigender Weise aus der stets unterhaltenen örtlichen oder polaren Ungleichheit der Oberflächenspannung ableiten, bringt somit keine neuen Momente für die Beurteilung der Reaktionsweise der Rhizopoden auf äußere Einwirkungen. Etwas weniger übersichtlich scheinen allerdings die Erscheinungen der Chemotaxis und Thermotaxis, Rheotaxis, Phototaxis zu sein, welche zum Teil an Amöben und Rhizopoden, namentlich aber an den Plasmodien der Myxomyceten nachgewiesen wurden. Grundlegende, bereits ältere Versuche über das taktische Verhalten des letzteren Organismus verdanken wir Strahl.

In Bezug auf die Chemotaxis wurde von Strahl das Hinkriechen des Plasmodiums von Aethalium septicum gegen Sauerstoff nachgewiesen (positive O-Chemotaxis). Auch mäßige Temperatursteigerung übt auf das Plasmodium eine anziehende Wirkung aus. Daß auch Amöben thermotaktisch, und zwar negativ thermotaktisch sind, wurde von Verworn für A. limax nachgewiesen. Eine echte Phototaxis scheint dagegen letzteren, im Gegensatz zu Aethalium, abzugehen (Verworn); die Plasmodien der letzteren kriechen bei mäßiger Belichtung an die Oberfläche der Lohe, verstecken sich dagegen in die Tiefe bei zu intensiver Belichtung. Sehr eigenartig sind nun auch die Erscheinungen der positiven Rheotaxis, welche ebenfalls von Strahl am Plasmodium des Aethalium nachgewiesen wurden. Das Plasmodium breitet sich bei Vorhandensein eines kontinuierlichen schwachen Wasserstromes stets demselben entgegen aus.

Wenn wir nun auf Grund der geschilderten Tatsachen uns eine übersichtliche Vorstellung über den Charakter des amöboiden Formwechsels zu bilden versuchen, so überzeugen wir uns, daß sowohl der Mechanismus selbst des Zustandekommens desselben, als auch der biologische Charakter ihres Vorkommens keine Anhaltspunkte zur Annahme irgendwelcher Koordinationsmechanismen in der betreffenden Zelle zu liefern vermag. Beide zuletzt hervorgehobenen Momente sind allerdings voneinander völlig unabhängig. Wenn auch z. B. das Hervorstrecken eines einzelnen Pseudopodiums eine koordinierte Betätigung der übrigen, nicht direkt beteiligten Zellorgane nicht voraussetzt, so wäre ja sehr wohl möglich, daß ein Hervorstrecken desselben in einer Richtung entsprechende Hemmungserscheinungen an anderen Körperstellen zur Folge hätte, was in vielen Fällen direkt zweck-

dienlich wäre und als untrügliche Koordination aufgefaßt werden müßte.

Ueberall jedoch, wo ein gerichtetes Hervorstrecken der Pseudopodien, namentlich bei Gymnamöben zur Beobachtung gelangt, sei es als Ergreifung der Nahrung, sei es als Vorwärtskriechen, sind auch die auslösenden äußeren Bewegungsfaktoren einseitig, oder zuweilen (wie bei der Galvanotaxis) streng polar; eine Nötigung oder Wahrscheinlichkeit für eine koordinierte Hemmung usw. liegt somit auch in diesen Fällen nicht vor; das schließt selbstverständlich durchaus nicht aus, daß eine Pseudopodienbildung bei anderen höher organisierten Zellen ein Intätigkeitsetzen ganz anderer Momente, ev. mit strenger Koordination derselben, zur Voraussetzung hat.

Wenn wir die eigentlichen Bewegungserscheinungen der Amöben und Rhizopoden verlassen und die stofflichen, inneren Vorgänge derselben, soweit sie uns bekannt sind, überblicken, so gestatten dieselben ebensowenig Schlußfolgerungen auf ihre Koordination, wie die ersteren. Nachdem die Vorgänge der Nahrungsaufnahme, trotz ihrer scheinbaren Kompliziertheit und zuweilen nicht unbeträchtlichen Wahlvermögens, sich als rein örtliche Prozesse erwiesen, zeigt sich bei näherer Untersuchung keinerlei Regulation derselben, weder in quantitativer noch in qualitativer Hinsicht; das Fehlen derselben wird noch außerdem durch die interessanten Schilderungen RHUMBLER's u. A. bewiesen, nach welchen die Amöben Karminkörnchen und andere unlösliche Stoffe in solchen Mengen aufnehmen, daß sie sich schließlich in rein mechanischer Weise der Möglichkeit der späteren Nahrungsaufnahme berauben und daran zugrunde gehen.

Auch die anderen, diesbezüglichen Vorgänge, wie Ausscheidung klebriger Substanzen zum Anhaften an der Unterlage, resp. zum Festhalten des Nahrungsbissens, die Ausscheidung der Fermente u. m. A. vermögen nicht irgendwelche neue Gesichtspunkte zur Beurteilung der Amöben und Rhizopoden zu liefern.

Die wichtigen Prozesse der Vermehrung und typischer Formbildung der Individuen, welche bis jetzt noch unbesprochen blieben, dürften jedoch schon innerhalb der Klasse der amöboiden Organismen, manche kompliziertere und schwerer analysierbare Probleme mit sich bringen. So setzt natürlich schon der Vorgang der einfachen Individuenvermehrung, einen gewissen, uns freilich noch unbekannten Zusammenhang zweier Einzelvorgänge, der Kern- und Zellteilung voraus.

Es wurden bereits im Teil III die Gründe hervorgehoben, welche gegen eine direkte kausale Abhängigkeit der Kernteilung von der Zellteilung zu sprechen scheinen; der zeitliche Zusammenhang der Einzelkomponenten beider ist vor allem ein zu lockerer, um eine direkte Auslösung der Zellteilung von dem entsprechenden Vorgange im Kerne anzunehmen. Vollauf unstatthaft wäre nun, den bezüglichen komplizierten Vorgängekomplex auf die Anwesenheit und Tätigkeit eines „Teilungsorganes“ zurückzuführen und namentlich die Eigenschaften der letzteren aus den bekannten Vorgängen der typischen Karyokinese und Cytodiaerese einer Metazoenzelle abzuleiten. Versuchen wir, in der Tat, einen uns genauer bekannten Teilungstypus eines Rhizopoden, z. B. der Euglypha, wie derselbe uns durch SCHEWIKOFF geschildert, zu analysieren (vgl. Fig. 221), so müßte die Tätigkeit eines Organes, welches all den bezüglichen Vorgängen vorstehen sollte, ebenso kompliziert und heterogen, wie die, unter seiner Lei-

tung stehenden definitiven Vorgänge selbst sein; wir hätten in einer ganz unwissenschaftlichen Weise eine Zellseele konstruiert und deren Sitz auf einen bestimmten Punkt der Zelle verlegt, ohne dadurch den wirklichen Tatsachenzusammenhang auch nur um ein Haar aufgeklärt zu haben; das Schwierige und Eigenartige in diesen und anderen analogen Vermehrungsmodi der Einzelligen ist speziell darin gelegen, daß die Teilung erst als Schlußeffekt einer ganzen Reihe von Umbildungs- und Neubildungsprozessen auftritt, welche, wie z. B. das Hervorknospen des Cytoplasmas aus der Schalenöffnung u. m. a. gar keine innere Aehnlichkeit mit einem Teilungsvorgange haben; wenn wir daher z. B. den Anfang der Kernteilung, etwa die Spirembildung, uns als von einem speziellen Teilungscentrum ausgelöst denken, so sind daraus die übrigen Vorgänge gar nicht abzuleiten.

In die gleiche, nur zum Teil analysierbare Kategorie der Lebensäußerungen der Amöben und Rhizopoden, gehören die zum Teil recht komplizierten Vorgänge der Neubildung der äußeren und inneren Skelette, sowohl bei den normalerweise entstandenen Tochterindividuen, als auch namentlich bei den verschiedenartigen Regenerationen und Reparationen nach künstlich gesetzten Defekten. Die Abhängigkeit der Regenerationsfähigkeit von der Anwesenheit des Kernes in dem betreffenden Bruchstücke wurde schon durch die Untersuchungen der achtziger Jahre (für Amöben und Rhizopoden — namentlich Greef, Verworn, Hofer u. A.) festgestellt; da jedoch der Kern nicht speziell Regenerationsfunktionen obliegt, sondern auch im allgemeinen ein lebensnotwendiges Organ für das Zellbruchstück ist, lassen sich eindeutige Folgerungen über einen Konnex der Kerntätigkeit mit dem Zustandekommen der Regeneration keinesfalls ziehen; am wenigsten dürfte die Betätigung des Kernes bei der speziellen Lokalisation der neuentstehenden Organoide in Frage kommen, obwohl in diesem Sinne gewöhnlich die interessanten Beobachtungen von Haberlandt an sprossenden Pflanzenzellen verwertet wurden: es findet in diesen Fällen stets die Sprossenbildung an der Zellwand statt, welcher der Zellkern anliegt, wobei der Kern in der Regel in den neuen Spross hineinwandert und anscheinend sein Weiterwachstum fördert. Irgend etwas Analoges findet, soweit sich beurteilen läßt, bei den Reparationsvorgängen der Amöben und Rhizopoden nicht statt.

Wenn somit die uns bis jetzt bekannt gewordenen Regenerationserscheinungen der Amöben und Rhizopoden im auffallenden Gegensatze zu analogen Prozessen der Ciliaten, als rein lokale Vorgänge, ohne koordinierte Erscheinungen des Organismus, als Ganzes genommen, ablaufen, so müssen manche andere Prozesse, wie z. B. die periodisch auftretenden Encystierungen der Amöben, die Sporenbildung des Plasmodiums der Mycetozoen und m. a. unter wesentlich anderem Gesichtspunkte beurteilt werden; daß in diesen Fällen komplexe, die Zelle als Ganzes ergreifende Umwandlungsvorgänge vorliegen, dürfte wohl kaum zu bezweifeln sein, obwohl eine nähere Analyse in dem von uns angestrebten Sinne nur schwerlich greifbare, konkrete Ergebnisse liefern dürfte.

Wenn wir die flüchtige Uebersicht über die Gesamtheit der uns vorliegenden Lebensäußerungen der Plasmodromen abschließen wollen, so müssen noch einige spezielle Bewegungsvorrichtungen einiger nicht ciliater Protozoen und Protophyten kurz berührt

werden; es gehört hierher die eigentümliche Lokomotionsweise der Gregarinen (Schewiakoff) der Diatomeen (Bütschli, Lauterborn u. A.) durch Ausstoßung von Schleimmassen, und das merkwürdige, von Engelmann bei Arcella entdeckte Vermögen, durch streng lokalisierte Gasentwicklung ihre Körperorientierung nach Belieben zu regulieren usw.

Die allgemeine Charakteristik der Plasmodromen als Organismen, welche aus der objektiven Erforschung ihrer Lebensäußerungen gewonnen werden kann, ergibt im allgemeinen ein ziemlich abgeschlossenes Bild; die überwiegende Mehrzahl der Einzelprozesse bei Plasmodromen sind rein örtlicher Natur; sind dieselben nicht in rein kausaler Abhängigkeit von einem bestimmten Zellorgan oder Zellterritorium (wie z. B. die Anomogeneität der Oberfläche von stofflichen Umsätzen in bestimmten Plasma- oder Kernbezirken, welche sich durch Strömungen oder auf andere Weise geltend machen können), so besteht im allgemeinen kein funktionaler Zusammenhang, keine korrelative Abhängigkeit zwischen den Einzelbezirken; diese Eigentümlichkeit bleibt für den ganzen Habitus dieser Einzelligenarten charakteristisch, obwohl schon die Tatsache allein der Konstanz der Spezieseigenschaften, der typischen Fortpflanzungsweise, Neubildungsprozesse von Schalen und Skeletten, ihre Individualität zur Genüge kennzeichnet. Wenn wir somit die eigentlich selbstverständliche Tatsache betonen, daß die Plasmodromen Organismen sind, so können wir gleichzeitig mit der allergrößten Wahrscheinlichkeit auch auf ihre „elementare" Natur schließen, da die Anwesenheit von Centren (von Faktoren P, Q, vgl. S. 338) sich bei ihnen als fast ausgeschlossen erweist.

Es wäre jedoch durchaus willkürlich und durch nichts gerechtfertigt, wollten wir diese in Bezug auf Plasmodromen gewonnene Charakteristik auf die übrigen Protisten a priori übertragen. Die Organisationsstufe eines hochorganisierten Infusors kann in der Tat so weit die primitiven Verhältnisse der Plasmodromen überragen, daß auch ganz neue Momente, namentlich Koordinationscentren, somit Attribute eines zusammengesetzten Organismus uns in denselben entgegentreten können.

Die mit Cilien versehenen einzelligen Organismen, sowohl die tiefstehenden Bakterien wie die höher organisierten Flagellaten und Infusorien, zeichnen sich in einer sehr auffallenden Weise von den „Plasmodromen" aus, indem ein rastloses Hin- und Herschwimmen bei ihnen zur Norm zu gehören scheint, ohne daß man imstande wäre, irgend welche, von außen zufließende Reize für dieselben verantwortlich zu machen. Es sind sogar bestimmte Anzeichen vorhanden, welche ein Auseinanderhalten der ohne äußere Veranlassung vor sich gehenden Bewegung von solcher als Reizreaktion aufzufassenden gestatten. Die Schwimmbewegung der Bakterien besteht in einem Vorwärtsschreiten und ist, wie bei Algen- und Pilzsporen und Flagellaten, auch zumeist von einer Rotation um die Längsachse begleitet. Bei der Schwefelbakterie Beggiatoa beobachtet man oscillierende Bewegung, wobei die Fäden langsam pendelnd hin- und herschwingen und vor- und rückwärts zu gleiten vermögen.

So relativ einfach uns die Prinzipien des amöboiden Formwechsels und des damit verbundenen Ortswechsels zu sein schienen, so schwer wird es sein, bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse eine begründete Vorstellung über den Charakter des Antriebes zu spontanen

Cilienbewegungen zu bilden. Wenn wir annehmen durften, daß die Pseudopodienbildung in vielen Fällen nur der notwendige Ausfluß der im Plasma stets vor sich gehenden stofflichen Umsetzungen ist und ohne weitere speziell adaptierte Mechanismen abläuft, aber andererseits auch nicht gehemmt werden kann, so scheinen uns bei den Ciliaten neue Momente entgegenzutreten. Da die unaufhörlich ablaufenden stofflichen Umsätze wohl erst durch Vermittlung besonderer Mechanismen in das Schlagen der Cilie umgesetzt werden, ist es denkbar und scheint auch verwirklicht zu sein, daß eine Ausschaltung und Einschaltung der ersteren unter verschiedenen Umständen der Zelle ermöglicht ist. Inwiefern man diesen Aus- und Einschaltungsweg, welchem man nun auch die Fähigkeit des Umschaltens hinzufügen kann (die Ciliaten vermögen die Richtung des Cilienschlagens umzukehren), als das erste objektive Anzeichen einer einheitlichen Individualität, eines Centrums in den betreffenden Zellen auffassen darf, kann nur durch die Tatsachen entschieden werden. Eine weitere Identifizierung dieser eventuell nachgewiesenen centralen Impulse mit psychischen Phänomenen dürfte kaum mehr als eine Umschreibung der Tatsache ohne wesentliche Förderung unserer Kenntnisse aufgefaßt werden.

Es muß allerdings zugegeben werden, daß die vorliegenden Tatsachen und Beobachtungen viel zu kompliziert und verwickelt sind, um eine streng objektive, jedes persönlichen Momentes bare Beurteilung zu erlauben. Es werden auch dementsprechend aus identischen oder wenigstens ganz analogen Beobachtungen zuweilen diametral entgegengesetzte Schlußfolgerungen in Bezug auf die uns interessierenden Probleme gezogen.

Wenn man als erstes den Sitz des Impulses für die anscheinend spontan erfolgende, nur selten sistierende Cilienbewegung näher definieren will, so kann man wohl, trotz der Einwände mancher Autoren, wie z. B. Vignon, nicht umhin, mit Verworn eine hochgradige Automatie jeder Cilie resp. Membranelle und anderer schwingender Organe anzunehmen. Es können in der Tat die zahlreichen Ergebnisse der Merotomie der Infusorien (Balbiani, Gruber, Nussbaum, Verworn) nur in diesem Sinne gedeutet werden. Kleine, vom Organismus losgelöste Partien lassen sehr lange Zeit ihre Cilien in dem frühen lebhaften, im Beginn sogar gesteigerten Tempo schlagen, wobei innerhalb der abgelösten Stücke der frühere Metachronismus der einzelnen Cilien und in der Regel auch die gleiche Schwingungsrichtung eingehalten werden. Wir können somit behaupten, daß die Tatsache selbst des ungestörten Schwingens der Cilien eines Infusoriums beim Fernhalten aller Reize uns wohl mit einer Koordination der einzelnen Elemente, nicht aber mit einer Subordination aller einem speziellen Centrum vertraut macht.

Wenn auch letztere aus dem Studium des sonstigen Verhaltens des Ciliaten unter verschiedenen Lebensbedingungen erschlossen werden müßte, so könnte diese Konstatierung an der einmal durch Merotomie festgestellten Automatie der Cilienbewegung nichts rütteln.

Es ist schon aus Zweckmäßigkeitsgründen anzunehmen, daß eine nie aufhörende, streng rhythmische Bewegung, wie es das Cilienschlagen der Ciliaten ist, eines ganz unnützen centralen Impulses zum Zustandekommen nicht mehr bedarf; was aber keinesfalls die Möglichkeit ausschließt, daß unter bestimmten veränderten Be-

dingungen, als Antwortsgeschehen auf einen äußeren Reiz usw. der Modus, Richtung, Tempo usw. der Cilienbewegung aus einer centralen Quelle modifiziert werden kann.[1]

Im Gegensatze zu den im allgemeinen träg beweglichen Plasmodromen lassen sich bei den lebhaft beweglichen Bakterien und Ciliaten unter normalen Verhältnissen Reize verschiedenster Art nur schwerlich ausschließen. Als vornehmste und natürliche Quelle derselben müssen selbstverständlich die von Nährstoffen ausgehenden angesehen werden; das Verhalten der Bakterien gegenüber den Nahrungsreizen ist von den allgemeinen chemischen nicht auseinander zu halten, da ja die ersteren auf flüssige Nahrung angewiesen sind. Die Flagellaten, Ciliaten und Suctorien weisen dagegen bei dem komplizierten und schwierigen Vorgange des Nahrungsfanges sehr häufig lebender Beute ein derartig mannigfaltiges, geschicktes Gebaren auf, daß ihre Antwort auf die viel einfacheren künstlichen und natürlichen, physikalischen und chemischen Reize im Vergleich zu denselben höchst einfach erscheint. Es kommen hier vor allem die Reaktionen der verschiedenen ciliaten Organismen einfachen chemischen und physikalischen Reizen gegenüber in Betracht, um deren systematische Erforschung sich von den älteren Autoren namentlich Engelmann und Pfeffer, von den neueren Verworn, Jennings, Massart u. A. verdient machten.

Die an den verschiedensten ciliaten Organismen, sowohl Bakterien, Schwärmesporen und anderen pflanzlichen, wie auch den tierischen Protisten — Flagellaten, Infusorien — nachweisbaren Beeinflussungen durch chemische und physikalische Reize, bestehen in einer Aenderung der Bewegungsrichtung, welche positiver und negativer Natur sein kann und als solche mit dem Namen positive oder negative Chemotaxis, Galvanotaxis usw. bezeichnet wurde.[2]

Eine eingehendere Analyse, wie sie in der neueren Zeit für pflanzliche Zellen von Rothert, für tierische von Jennings ausgeführt wurde, veranlaßt uns, das erste, von Pfeffer angeführte klassifikatorische Prinzip etwas zu modifizieren oder wenigstens in den Hintergrund zu stellen, da von ausschlaggebender Wichtigkeit für die Resultate der Reizung, nicht nur der Sinn derselben sondern auch die Art und Weise der Bewegungsänderung zu sein scheinen. Wir wollen mit Rothert zusammen, je nachdem die Reaktion in einer Drehung des Körpers oder in einer Rückzugsbewegung besteht, strophische und apobatische Taxis unterscheiden (*στρέφειν* = drehen, wenden, und *ἀποβαίνειν* = sich zurückziehen). Wie verschieden der unmittelbare

[1]) Ganz analoge Beispiele von centraler Beeinflussung automatisch ablaufender, namentlich rhythmischer Prozesse liegen uns in zahlreichen Fällen bei höheren Tieren vor: wir brauchen nur an die Beeinflußbarkeit der Herztätigkeit, Atemtätigkeit usw. zu denken.

Das Verhalten der Infusorien liefert uns eine beredte Bestätigung der oben (S. 343) ausgesprochenen Ansicht. Das Verhalten der Zelle äußeren Einflüssen gegenüber könnte wohl unsere Kenntnisse und Auffassung in extensivem Sinne, weniger oder fast gar nicht in intensiver Richtung fördern: wenn, was aus dem Folgenden wohl zugestanden werden dürfte, die Möglichkeit der Beeinflußbarkeit der Cilienbewegung der Protisten durch centrale Impulse sich ergibt, so folgt daraus noch nichts für die Erkenntnis des Grundes für den, für unsere Wahrnehmung spontan ablaufenden Mechanismus unter Abhalten jedes äußeren Reizes.

[2]) Rothert schlägt statt dieser Bezeichnungen die Termini: pros(chemo)taxis und apo(chemo)taxis usw. vor.

Effekt der Reaktion in beiden Fällen sein kann, wird sich aus dem Folgenden ergeben. Die älteren Untersuchungen von ENGELMANN und PFEFFER zeigten nur, daß verschiedene Mikroorganismen, welche in einem Gefäße gleichmäßig zerstreut waren, unter Einfluß verschiedener positiv wirkender Reize in kurzer oder längerer Zeit sich in dichten Scharen um die Reizquelle anhäuften. Besonders bekannt sind die Untersuchungen von ENGELMANN über die positive Chemotaxis verschiedener Bakterien gegen O und die Schilderungen von PFEFFER über das analoge Verhalten der Farnenspermatozoen gegen schwache Lösungen der Apfelsäure.

Es war nun bis zuletzt allgemein angenommen und wurde namentlich aus den sorgfältigen Untersuchungen PFEFFER's abgeleitet, daß die verschiedenen einseitigen Reize der Mikroorganismen eine bestimmte Stellung der Längsachse ihres Körpers, somit ein direktes Zuschwimmen gegen die Reizquelle verursachen. Diese „strophische" Taxis (ROTHERT) ist in der Tat mit aller Bestimmtheit bereits von PFEFFER für Farnenspermatozoen, verschiedene Schwärmesporen und Flagellaten nachgewiesen (von ROTHERT bestätigt), welche z. B. in die Nähe der Mündung der proschemotaktisch wirkenden Capillaren gelangend, eine deutliche Richtungsänderung erfahren und direkt auf die Capillaröffnung zusteuern. Dasselbe gilt auch für die Phototaxis verschiedener Mikroorganismen: lebhaft bewegliche Bodoexemplare wanderten im Hängetropfen der Feuchtkammer fast gradlinig dem Fensterrande zu und reagierten sehr präzise auf jede Drehung des Präparates (ROTHERT). Ein exquisit strophischer Prozeß scheint in allen Fällen auch die Galvanotaxis zu sein (VERWORN). Es ist nun im höchsten Grade überraschend, daß die Taxien der niedersten und der höchsten Protisten, der Bakterien und der Infusorien in ihrer überwiegenden Mehrzahl nicht strophotaktisch, sondern apobatisch sind.

Wie es namentlich aus den schönen Untersuchungen JENNINGS' hervorgeht, zeigt das Paramäcium (als Repräsentant der Infusorien) als einzige Reaktion auf die verschiedensten Reize ein plötzliches ruckartig auftretendes Umkehren des Wimperschlages und infolgedessen ein Rückwärtsschwimmen mit dem Hinterende voran. Eine gewisse Asymmetrie der Körperform und der Bewimperung erzeugt dabei eine gleichzeitige Rotation des Körpers um seine Längsachse; nachdem das Infusorium eine ca. das Zehnfache seiner Körperlänge betragende Weglänge nach rückwärts zurückgelegt hat, wendet es sich wieder nach vorne, wobei seine Längsachse eine konstante, nicht sehr bedeutende Ablenkung gegen die ursprüngliche Richtung erfährt. Es ergibt sich nun unter Berücksichtigung dieser eigentümlichen Reaktionsweise, daß die scheinbare positive Chemotaxis des Paramäciums manchen Stoffen, z. B. schwachen Säuren gegenüber richtiger eine negative Taxis den größeren Verdünnungen dieser Stoffe resp. dem reinen H_2O gegenüber ist, indem die einzige, rein apobatische Bewegungsänderung, das Zurückprallen des Infusoriums, an der Diffusionsgrenze der chemotaktischen Lösung gegen das Wasser erfolgt und somit sein Verweilen in der nächsten Nähe der positiven Quelle veranlaßt. Wie bereits FAGGIOLI und nach ihm besonders JENNINGS nachweisen konnten, gelangen die Paramäcien in die Nähe eines positiven Chemotacticums, z. B. eines Tropfens schwacher Säure nur durch Zufall auf ihrer rastlosen Wanderung durch die Flüssigkeit; ist nun einmal das Infusorium in den Bereich des Tropfens

gelangt, so setzt es ohne jede strophische Wirkung seinen Weg bis an den entgegengesetzten Rand desselben fort. Vor die Grenze des Tropfens, in den Bereich zu schwacher Verdünnungen angelangt, schnellt das Tier, wie vor einer unsichtbaren Barriere plötzlich zurück, schwimmt eine Strecke weit mit dem Hinterende voran, dann unter typischer Ablenkung, in anderer Richtung wieder nach vorne usw. Ein Tropfen eines positiven Chemotropicums wirkt somit auf Paramäcien wie eine richtige Falle. Ganz identische Beobachtungen wurden von ROTHERT und JENNINGS auch an Bakterien gemacht. Das Verhalten beider Organismenarten scheint in dieser Hinsicht wenigstens, ganz identisch zu sein, und zwar im auffallenden und anscheinend sehr weitgehenden Gegensatze zu den vorhin erwähnten, von PFEFFER genauer untersuchten Arten.

Ein durchgehendes Charakteristikum der chemotaktischen Reize, sowohl strophischer als apobatischer Natur, scheint das regelmäßig auftretende Umschlagen der positiven Chemotaxis in die negative beim Ueberschreiten bestimmter Konzentrationsgrade des Chemotropicums zu sein. Diese Tatsache wurde schon von PFEFFER gewürdigt, indem er den Nachweis erbrachte, daß die chemotaktisch durch Diffusion bestimmter Substanzen aus einer Capillarröhre angelockten Mikroorganismen bei bestimmten Konzentrationen der Substanz an der Mündung der Capillarröhre Halt machen und erst, nachdem eine genügende Verdünnung der Lösung durch Diffusionsaustausch eingetreten, sich auch in die Capillarröhre selbst hineinwagen. In eklatanter Weise wurde ein ganz identisches Verhalten der Paramäcien von JENNINGS nachgewiesen, indem z. B. bei Anwendung von $^1/_{100}$ % H_2SO_4 die Paramäcien in einem um den Tropfen der Säure sich ausbreitenden Diffusionsringe eingeschlossen erscheinen und bei allmählicher Zunahme der Konzentration in der Umgebung auch ihrerseits in einem Kreise zurückweichen.

Das Wesen und die Unterschiede der strophischen und apobatischen Chemotaxis lassen sich am besten mit ROTHERT in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Bei der Strophotaxis wird das Vorderende des Organismus der Reizquelle zu oder von ihr fortbewegt; die Differenz des Zeichens (+ und —) liegt hier somit nur in der Reaktion. 2. In der apobatischen Chemotaxis liegt die Differenz des Zeichens schon in dem Reizanlaß (positive oder negative Intensitätsschwankung, s. o.). 3. Bei der Strophotaxis wendet sich der gereizte Organismus nach derjenigen Seite, auf welcher die Intensität des Reizmittels dem Optimum näher liegt. 4. Bei der apobatischen Taxis übt dagegen nur die Entfernung der Intensität des Reizmittels vom Optimum, nicht aber die Annäherung an dasselbe.

Wenn uns in diesen Sätzen auch eine ziemlich erschöpfende und präcise Definition der „formalen" Seite der Chemotaxis gegeben ist, so ist dadurch noch kein Verständnis für die biologische Seite dieses Vorganges angebahnt; ein solches müßte vor allem z. B. die Frage involvieren, inwiefern die Chemotaxis eine reine Oberflächenerscheinung oder ein bedeutend komplizierterer Reflexvorgang ist; wie ausschlaggebend diese Entscheidung für die kardinale uns interessierende Frage ist, bedarf wohl keiner Erläuterung. Obwohl nur eine Uebersicht über die Gesamtheit der Reizerscheinungen der Zellen uns ein einigermaßen abschließendes Urteil über die Natur des Antworts-

geschehens der Zelle geben kann, so ist es im Interesse der Objektivität ratsam, die auf die chemischen Reize bezüglichen Erscheinungen schon jetzt einer gesonderten Betrachtung zu unterwerfen.

Als erstes muß die Frage gelöst werden, ob chemische Taxien wirklich unter natürlichen Lebensverhältnissen der Protisten auftretende Faktoren oder nur Laboratoriumskunstprodukte, ähnlich der Galvanotaxis sind?

In gewissem Sinne wurde die Frage schon von PFEFFER dahin entschieden, daß der Gesamtumfang und der Charakter der Chemotaxis sich mit dem, in möglichst objektiver Beurteilung angewandten Begriffe der Zweckmäßigkeit durchaus nicht deckt. Neben einer entschieden zweckdienstlichen positiven und negativen Chemotaxis verschiedener unter natürlichen Lebensverhältnissen nützlicher resp. schädlicher Stoffe, wie z. B. Sauerstoff, Fleischextrakt, Apfelsäure, Wundflächen der Fliegenbeine (Proschemotaxis), sind auch zahlreiche Fälle von teils direkt deletär wirkenden, teils ganz indifferenten Chemotaxien bekannt geworden; es besteht z. B. keine negative Chemotaxis tödlich wirkenden Zusätzen von Strychninnitrat oder Sublimat zu spezifischen Reizstoffen gegenüber (PFEFFER). Durch JENNING's Untersuchungen am Paramäcium wurde der merkwürdige Nachweis erbracht, daß das Infusor gegen sein eigenes natürliches Aufenthalts- und Vermehrungsmedium, faulenden Heuinfus, negativ chemotaktisch ist; ein Tropfen destilliertes Wasser wird in kurzer Zeit von Schwärmen der in der Kulturflüssigkeit zerstreut gewesenen Paramäcien angesiedelt, was in Anbetracht des apobatischen Charakters ihrer Chemotaxis nur als negative Taxis dem ursprünglichen Medium gegenüber angesehen werden kann. Es muß aber andererseits erwogen werden, daß viele, auf den ersten Blick zweckwidrige oder wenigstens indifferent scheinende Taxien eine gewisse biologische Bedeutung beanspruchen können; es gehört z. B. zu dieser Klasse die interessante, ebenfalls von JENNINGS entdeckte Proschemotaxis der Paramäcien gewissen Konzentrationen der CO_2 gegenüber. Da die Infusorien selbst in nachweisbarer Menge CO_2 produzieren, führt die Proschemotaxis zur CO_2 zu ziemlich schnell erfolgender Zusammenhäufung mehrerer Individuen in dichten Schwärmen in einen Bezirk. Wenn auch letzteres an sich zwecklos oder u. U. sogar nachteilig sein könnte, so dürfte, wie ROTHERT mit Recht JENNINGS gegenüber betont, die Proschemotaxis gegen CO_2 den Paramäcien großen indirekten Nutzen bringen, indem dieselbe letztere in der Natur nach Orten führt, wo durch größere Ansammlung lebender Bakterien (Hauptnahrung der Paramäcien) CO_2 produziert wird. Es dürfte nach JENNINGS' Erfahrungen zu vermuten sein, daß die Proschemotaxis gegen CO_2 ein sehr wirksamer biologischer Faktor ist. Es dürften vielleicht unter ähnlichen Gesichtspunkten auch die Erscheinungen der Proschemotaxis gegen schwache Säuren und Apochemotaxis gegen Alkalien und stärkere Säuren aufzufassen sein. Die anscheinend nutzlose Reizbarkeit durch verschiedene Mineralsalze wie Rubidium-, Caesium-, Lithium- und andere Verbindungen ließe sich mit großer Wahrscheinlichkeit als rein chemische Notwendigkeit und Folge der nützlichen Reaktion zu nahe verwandten Kaliumsalzen usw. erklären (ROTHERT). Es sind aber andererseits positive Taxien der Bakterien (Amylobacter, Termo-artige Bakterien) gegen Stoffe, wie Aethyläther zu verzeichnen,

für welche ähnliche biologische Momente in entschiedenster Weise ausgeschlossen werden müssen.

Wenn schon die biologische Bedeutung der Chemotaxis verschiedenen Stoffen gegenüber eine durchaus ungleiche ist, so dürfte um so berechtigter die bereits von PFEFFER aufgeworfene Frage sein, ob die Perception für verschiedene Stoffe in qualitativ gleichen oder qualitativ ungleichen Veränderungen im Protoplasma beruht. Eine sichere Entscheidung für alle Fälle ist uns vorläufig nicht gegeben, obwohl einige Versuche von PFEFFER und ROTHERT uns über einige Spezialfälle ziemlich sicheren Aufschluß geben. Es ist vor allem zu erwägen, daß nahe stehende Organismen eine sehr verschiedene chemotaktische Auswahl treffen, daß z. B. die gegen Kalisalze unempfindlichen Infusorien im hohen Grade O-empfindlich sind, Bacterium termo z. B. durch Dextrin stark, Spirillum undula gar nicht angelockt wurden und zahlreiche ähnliche Beispiele. Auch das Optimum für gewisse chemotaktische Stoffe wird bei verschiedenen Mikroorganismen verschieden hoch, was durch ein hübsches Experiment von MASSART bewiesen wird: eine Bakterienform, Spirillum, mit einem Wimperinfusorium, Anophrys, unter ein Deckglas mit einer Luftblase gebracht, sammeln sich in zwei konzentrischen Kurven um die letztere, wobei die Infusorien den engeren Kreis, die Bazillen den weiteren bilden, erstere somit ein höheres Optimum für O als letztere besitzen. Abgesehen von diesen Wahrscheinlichkeitsbeweisen für eine gewisse Verschiedenartigkeit der einzelnen Chemotaxien, ist für einige Spezialfälle ein direkter Beweis mit Verwertung eines von PFEFFER ausgesprochenen Gedankens von ROTHERT erbracht:

„Das Verfahren basiert auf der durch PFEFFER gefundenen Tatsache, daß eine, den Organismus umgebende homogene Lösung des Reizmittels die chemotaktische Empfindlichkeit für denselben Stoff gemäß dem WEBER'schen Gesetze abschwächt. Das Reizmittel ruft auch in homogener Verteilung einen Reizzustand in dem Organismus hervor; zwar wirkt der Reiz, da er allseitig gleich ist, nicht richtend, doch nimmt derselbe sozusagen den Perzeptionsapparat des Organismus für das betreffende Reizmittel in Anspruch und macht ihn für einen neu hinzutretenden gleichartigen Reiz unempfänglich, wofern dieser nicht um ein bestimmtes Vielfaches stärker ist. Wenn somit die chemotaktische Wirkung zweier Stoffe A und B auf dem nämlichen Vorgange im Protoplasma beruht, so muß der Aufenthalt der perzipierenden Organismen in einer homogenen Lösung des Stoffes A, die chemotaktische Wirkung des B herabsetzen resp. aufheben und umgekehrt; handelt es sich dagegen um qualitativ verschiedene Prozesse im Protoplasma, so werden die Chemotaxien der beiden Stoffe unbeeinflußt bleiben. Ein älterer Versuch von PFEFFER zeigte in der Tat, daß die Maleinsäure die chemotaktische Wirkung der nahe verwandten Apfelsäure abzustumpfen vermag. ROTHERT's Versuche mit gegenseitiger Beeinflussung von Fleischextrakt und Äther (beide proschemotaktisch für Amylobacter) ergaben dagegen, daß die Empfindlichkeit des Bakteriums für Fleischextrakt durch Äther nicht aufgehoben und nicht abgestumpft wird. Es muß somit in diesem Falle, die Proschemotaxis beiden Stoffen gegenüber qualitativ verschieden sein.

Es kann auf Grund dieser Versuche mit ROTHERT gefolgert werden, daß die Chemotaxien für chemisch nahestehende Stoffe ihrem Wesen nach identische, für weit abstehende, qualitativ verschiedene Reizbarkeiten sind.

Welcher Art ist nun die Reaktion der einzelligen Organismen auf chemotaktische Reize oder wie hoch können wir ihre biologische Dignität einschätzen? Handelt es sich um eine rein physikalisch-chemische Folge der Einwirkung der betreffenden Stoffe auf das Protoplasma, speziell auf die Cilien und Flagellen und als deren Folge eine Aenderung in ihrer Schlagrichtung, eine Einwirkung, die wir in so ausgesprochener Weise als wirksames Agens des amöboiden Formwechsels vorfanden und letzteren sogar aus dem Komplex der eigentlichen „Reizerscheinungen" auszuschalten versuchten? Oder ist es vielmehr ein Reflexvorgang und setzt der chemische Reiz nur einen Auslösungsmechanismus in Bewegung? Wenn ja, so wäre auch noch zu entscheiden, ob eine wirkliche Koordination der als autonom anzunehmenden zahlreichen Einheiten — der Cilien — stattfindet, ob m. a. W. die Reflexmechanismen durch die letzteren selbst gegeben sind, oder ob vielmehr der Reiz ein Centrum in dem Organismus trifft und unter Einwirkung eines centrifugalen Impulses vom letzteren, ihm subordiniert, die Cilien in ihrer Bewegung plötzlich umschlagen?

Letztere Konstatierung wäre eine notwendige Vorbedingung für weitere Untersuchung über die Anwesenheit psychischer oder psychoider Eigenschaften, einer „Individualität" in den betreffenden Organismen. Ueber alle diese Fragen sind bis jetzt nur wenige sichere Resultate zu verzeichnen. Die wenigen vorliegenden Erklärungsversuche suchen durch hypothetische Konstruktionen dasjenige zu ersetzen, was wohl nur einer ausgedehnten experimentellen Prüfung der Zukunft vorbehalten bleiben sollte.

Der weitgehendste Versuch, alle Arten der bei den Zellen vorkommenden Taxien zu erklären, wurde bis jetzt von Verworn gemacht.

Verworn vertritt die Ansicht, daß „die merkwürdigen Erscheinungen der Chemotaxis, Barotaxis, Thermotaxis, Phototaxis und Galvanotaxis, welche jetzt noch vielfach als ganz rätselhafte ‚Anziehungen' und ‚Abstoßungen' der einzelligen Organismen von seiten der Reizquelle betrachtet werden, deren Zustandekommen bisher noch nicht mechanisch erklärt werden konnte, sich mit zwingender Notwendigkeit auf Grund von polaren Differenzen im Biotonus aus der speziellen Bewegungsart einer jeden Zellform von selbst ergibt".

Den Begriff des Biotonus definiert Verworn im Anschluß an die Vorstellungen Hering's als das Verhältnis von Assimilation zur Dissimilation in der Zeiteinheit, gewissermaßen als Bruch $\frac{A}{D}$ oder richtiger als $\frac{a + a_1 + a_2 \ldots}{d + d_1 + d_2 \ldots}$, wobei $a, a_1 \ldots d, d_1, \ldots$ die Teilprozesse vorstellen, welche gleichzeitig im „Biogen"moleküle ablaufen.

Finden nun an der Zelloberfläche Differenzen in denjenigen Faktoren des Biotonus, welche die Kontraktions- resp. Expansionsvorgänge im Plasma bedingen, so muß selbstverständlich das gestörte Gleichgewicht der letzteren in Bewegung umgesetzt werden.

Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, daß die von Verworn aufgestellten Betrachtungen in Bezug auf den amöboiden Formwechsel bereits früher von verschiedener Seite, zum Teil schon vor längerer Zeit vertreten und gegenwärtig im Prinzip von der

Mehrzahl der Biologen angenommen werden. Ganz andere Konsequenzen ergeben sich dagegen bei der Anwendung der von VERWORN zur Erklärung herangezogenen Faktoren auf Taxien, welche durch Geißel- und Flimmerbewegung zustande kommen.

Wenn wir, mit VERWORN zusammen, als Ausgangspunkt unserer Betrachtung einen mit einer am Körperende sitzenden Geißel versehenen Organismus, z. B. einen Flagellaten, nehmen, so müssen die zur Erklärung herangezogenen Faktoren der ungleichmäßigen Verteilung der Expansion und Kontraktion, z. B. infolge einer einseitigen Kontraktionserregung, sich notwendigerweise in einer zur Reizquelle oder Reizrichtung symmetrischen Orientierung der Geißel äußern, was der Einstellung der Längsachse des Körpers gleichkommt. Eine einfache Ueberlegung zeigt uns, daß auch ein mit mehreren Cilien versehenes Individuum eine ähnliche orientierende Einwirkung von der Reizquelle erfahren muß. Es nimmt auch dementsprechend VERWORN an, daß „das wesentliche Moment bei allen bewegungsrichtenden Reizwirkungen die Achseneinstellung des Zellkörpers ist und der Kernpunkt der Mechanik dieser Erscheinung in der Erklärung der Achseneinstellung liegt“.

Mit diesen Sätzen ist aber zugleich die allgemeine Geltung des von VERWORN herangezogenen Prinzips widerlegt und zwar aus mehreren Gründen:

1. Die Einstellungsachse des Organismus kann mit seiner morphologischen Achse nur unter Voraussetzung einer streng bilateralsymmetrischen resp. radiärsymmetrischen Anordnung des Wimperapparates in Bezug auf die Längsachse des Körpers zusammenfallen, was jedoch bei den meisten mit Flagellen und Cilien versehenen Organismen, namentlich bei Infusorien, speziell Paramäcien nicht zutrifft.

2. Die Hypothese hat stets eine einseitige oder wenigstens asymmetrische Reizeinwirkung zur Voraussetzung, was jedoch, wie zahlreiche ältere und neuere Untersuchungen (PFEFFER, ENGELMANN, JENNINGS, ROTHERT u. A.) nachweisen, für die Taxien gar nicht erforderlich ist; und

3. am wichtigsten ist der Umstand, daß nur strophische, nicht apobatische Taxien dabei eine Berücksichtigung erfahren.[1])

Die Einwände, welche sich gegen die VERWORN'sche Erklärungsweise erheben lassen, treffen weniger seine speziellere Fassung der Beeinflussung des Kontraktionsvorganges durch lokale Aenderung des Biotonus, als vielmehr die Möglichkeit, durch rein lokale Beeinflussung der als u n a b h ä n g i g betrachteten motorischen Einheiten, der Cilien, die uns bekannt gewordenen chemotaktischen Erscheinungen, speziell die apobatischen Bewegungen zu erklären. Da bei letzteren viel allgemeiner vorkommenden Reaktionen, jede Beziehung der Bewegung zur Richtung des Reizes, sowie auch die Notwendigkeit eines einseitigen Reizes selbst fehlt, muß eine Reaktion und zwar eine streng harmonisch koordinierte Reaktion des ganzen Bewegungsapparates als Antwort auf den Reiz erfolgen. Wenn somit durch diese Erwägungen der Spielraum der vorliegenden Möglichkeiten und Probleme umgrenzt erscheint, so liegen uns allerdings

---

[1]) Die Erwähnung, die VERWORN den Ergebnissen der Versuche JENNINGS' schenkt, kann den erhobenen Einwand keinesfalls widerlegen oder schwächen.

zwei Alternativen vor, zwischen welchen eine Entscheidung nicht so leicht getroffen werden kann. Sollte der Nachweis erbracht worden sein, daß die chemotaktischen, speziell die apobatischen Bewegungen der Organismen nur eine oder wenigstens eine beschränkte Zahl ganz fixer Koordinationen der Einzelbewegungen der Cilien voraussetzen, so könnte die Vorstellung der entsprechenden, die einzelnen Bewegungsorganellen verbindenden fixen Leitungsbahnen, keine Schwierigkeiten verursachen. Wenn z. B. eine beliebige Cilie durch einen bestimmten chemischen Reiz zum Umkehren ihrer Schlagrichtung veranlaßt wird und sich dieser Umstand sofort den benachbarten fortpflanzt und mitteilt, so ist wohl leicht verständlich, daß auch die anderen Cilien in einer konstanten, ein für allemal abgestimmten Weise, auf den fortgepflanzten Reiz reagieren; es müssen jedoch unüberwindliche Schwierigkeiten aufsteigen, wenn der Sinn und die Art und Weise des Zusammenspielens mehrerer Organellen eine unbeschränkte Anzahl Variationen aufweist.

Jennings, der Forscher, welcher unsere Kenntnisse der chemotaktischen Erscheinungen ganz wesentlich gefördert hat und wohl zum ersten Male apobatische Taxien nachwies, glaubt nun die vorliegenden Tatsachen zugunsten der ersten Alternative verwerten zu dürfen.

Indem Jennings sowohl die chemotaktischen als auch die tygmotaktischen Reaktionen des Paramäciums und zum Teil auch anderer Infusorien in seine Betrachtung mit heranzieht, findet er, daß die apobatische Taxis derselben, das Zurückschnellen, Rotation, Ablenkung und Vorwärtsschwimmen, einen völlig konstanten und automatischen Charakter trägt: „not only is it true that paramaecium is not attracted by any agent or condition, but also we cannot say, speaking structly, that it is repelled by any agent or condition. Certain agents set up a reaction in the animal, the directive features of which depend entirely upon the structure of the organism — just as certain stimuli cause an isolated muscle to react. We cannot say that the paramaecium is repelled by the stimulus any more, than we can say that the contraction of the muscle is due to the muscle's being repelled by the stimulus.“

Abgesehen von den bereits bekannten Thatsachen der apobatischen Taxis, sucht Jennings durch hübsche Experimente an dem großen Infusorium Spirostomum ambiguum, seine Behauptung von der vollen Automatie des Reflexes und Unvermögens, denselben zu variieren, zu beweisen. Wird das Tier mit einer feinen Glasspitze an verschiedenen Körperstellen, von der Seite oder von hinten berührt, stets bleibt seine typische Rückwärtsbewegung die gleiche. Wird dem Körper ein kleiner NaCl-Kristall von vorne genähert, so schnellt das Infusorium zurück und entzieht sich dadurch der deletären Wirkung der konzentrierten Salzlösung; wird es jedoch in identischer Weise am hinteren Körperende gereizt, so stürzt es durch die gleiche Rückwärtsbewegung direkt ins Verderben. „The reactions of paramaecium are, as we have seen, comparable in all essentials to those of an isolated muscle. In neither case has the direction of motion any relation to the position of the source of stimulus. Reaction in such a manner as to show a relation to the position of the stimulating agent has rightly been regarded as a first and lowest step of perception, is quite lacking in paramaecium.“

Von unserem Ausgangspunkte können wir somit die Schlußfolgerungen JENNINGS' dahin interpretieren, daß zur Annahme eines Centrums in unserem Sinne (eines Faktors P, Q... vgl. S. 338) auf Grund der Erscheinungen der Chemotaxis (und Tygmotaxis) keine Berechtigung vorliegt. Die zahlreichen Taxien anderer Art, wie Phototaxis, Barotaxis, Thermotaxis, Galvanotaxis, so interessant sie auch sein mögen, haben eine nur untergeordnete biologische und namentlich cytologische Bedeutung. Auch vermögen dieselben in keiner Hinsicht die von JENNINGS aus den Erscheinungen der Chemotaxis gezogenen Schlüsse zu erschüttern.

Die Folgerungen allgemeiner Art, welche sowohl von VERWORN als von JENNINGS, ja von jedem Mechanisten und zwar in verschiedener Weise aus der Erforschung der Taxien gezogen worden sind, sind trotzdem nichts weniger als bewiesen oder gerechtfertigt. Es bleibt der Beweis zu erbringen und es ist sehr zweifelhaft, ob er tatsächlich erbracht werden kann, daß die durch künstliche Reize erzeugten und der Beobachtung zugänglichen Reaktionen der Protisten tatsächlich die Gesamtheit der Lebenserscheinungen und der Aeußerungen der einfachsten Organismen auf die Einflüsse der Außenwelt ausmachen. Die Ergebnisse der von uns angewandten Reize sind in zweifacher Hinsicht irreleitend: sie sind nicht natürlich und sind gleichzeitig zu einfach oder elementar. Abgesehen von einigen chemischen Reizmitteln (wie Apfelsäure, CO_2), einigen phototaktischen und tygmotaktischen Erscheinungen, kommen die angewandten Reize unter normalen Lebensverhältnissen der betreffenden Organismen nicht in Betracht, oder wenigstens nicht in reiner nicht kombinierter Form oder gar als streng oder abnorm lokalisierte Reize (Versuche von JENNINGS an Spirostomum S. 358). Wenn somit das Infusorium der boshaft angebrachten Falle nicht gewachsen ist und anscheinend ganz automatenhaft reagiert, so heißt es die Verhältnisse grob-anthropomorph betrachten, wenn man daraus Schlüsse auf das Fehlen der psychischen Elemente ziehen will. Es liegt ja eine sehr weite Kluft zwischen der möglicherweise vorhandenen Centralisation elementarster Sensationen im Infusorienleibe und einer Intelligenz in unserem Sinne; die erstere Möglichkeit ist also auf Grund der einseitigen Verwertung der Tatsachen der Taxien durchaus nicht von der Hand zu weisen. Eine richtige Vorstellung über den hohen Grad der Koordination, der Variabilität, der Anpassungsfähigkeit der Bewegungen, kurz einen vollen Gegensatz zu der auf Grund der künstlich hervorgerufenen elementaren Taxien erschlossenen Automatie der Flagellaten und Ciliaten, kann man nur durch die Beobachtung der betreffenden Organismen unter normalen Lebensbedingungen derselben, namentlich bei ihrer Jagd nach lebender Beute und Ueberwindung der vorkommenden Schwierigkeiten erlangen. Diese zahlreichen, zum Teil schon recht alten Beobachtungen an verschiedenen mit Cilien oder Flagellen versehenen Organismen, wurden merkwürdigerweise entweder einfach unberücksichtigt gelassen (JENNINGS) oder durch ganz vage Vergleiche ihres merkwürdigen, wunderbaren Charakters zu entkleiden gesucht (VERWORN).

Die natürlich ablaufenden Bewegungen der Protisten, ihre Mannigfaltigkeit und Variabilität zwingt uns vielmehr ganz andere Schlußfolgerungen auf.

Es müssen in erster Linie die interessanten, schon älteren Schilderungen von CIENKOWSKY (an Vampyrella), die neueren Beschreibungen von

PROWAZEK (Coleps hirtus), PÉNARD (Multicilia) und m. A. geschildert werden.

„Die Colpodella pugnax sticht die Chlamydomonas an, saugt das hervortretende Chlorophyll und läuft davon. Die Vampyrella spirogyrae bohrt die Zellwand eines Spirogyra durch und verschlingt den langsam hervortretenden Primordialschlauch mit dem Chlorophyll zusammen. Und nur an den Spirogyren scheint sie den Hunger stillen zu können; . . . man glaubt die Handlungen bewußter Wesen vor sich zu sehen“ (CIENKOWSKY, '65).

Die Eroberung der Beute wird noch merkwürdiger und interessanter, wenn auch das Opfer lebhafterer Bewegungen fähig ist — wie z. B. der Kampf der Multicilia mit Pandorina (PÉNARD [1])).

Ueber ähnliche Beobachtungen wurde von verschiedener Seite berichtet. Es ist auch sehr bemerkenswert, daß das Wahlvermögen dieser Organismen für ihre Nahrung ein ganz außerordentliches zu sein scheint. Nach einer Beobachtung von LAUTERBORN, verschmähte z. B. die Multicilia die reichlich vorhandenen Euglena, Trachelomonas, Cryptomonas u. m. a. Flagellaten, um nur die Chlamydomonas zu erbeuten; in PÉNARD's Objekten ward die Pandorina als ausschließliches Opfer gewählt.

Diesen merkwürdigen Tatsachen gegenüber kann es nur als vorgefaßte Meinung angesehen werden, wenn mehrere Forscher, wie VERWORN, JENNINGS, PROWAZEK u. A. den Standpunkt der völligen Automatie aller Bewegungserscheinungen bei den Ciliaten vertreten. Es dürfte wohl kaum als befriedigende Erklärung angesehen werden, wenn z. B. VERWORN behauptet, daß wenn eine Vampyrella gerade nur Spirogyrafäden umfließt und verdaut und andere Körper nicht, es nicht weniger verständlich ist, als wenn ein ranziger Oeltropfen, wie GAD gezeigt hat, auf einer alkalischen Flüssigkeit amöboide Fortsätze aussendet, auf einer sauern dagegen nicht.“

Es ist evident, daß mit diesem etwas vagen Vergleich, etwas Näheres als die bekannte Tatsache der Beeinflussung des amöboiden Formwechsels durch chemische Momente nicht erläutert und der erstaunlichen Mannigfaltigkeit des Betragens während des ganzen Aktes des räuberischen Ueberfalles der Beute nicht einmal irgendwie Rechnung getragen wird. Es muß bei unmittelbarer, nüchterner Beurteilung zugegeben werden, daß bei diesen und ähnlichen Vorgängen die Annahme eines, wenn auch so primitiven bewußten Willens oder

---

[1]) „La Multicilia, avait percé l'enveloppe de la Pandorine et introduit un large prolongement protoplasmique, qui, arrivé au contact des gamètes semblait s'être diffusé dans l'interieur de la masse verte. Pendant cinq minutes environ, tout demeura dans le même état; puis, brusquement on vit un des gamètes arrondis se séparer de ses voisins, parcourir lentement le pont de plasma qui reliait les deux organismes et pénétrer dans la Multicilia . . . puis un second gamète se „décrocha“ avec un tris léger choc et vint rejoindre le premier dans le corps de Multicilia. Pendant ce temps la Pandorine battait vivement l'eau, tandis que la Multicilia, solidement fixée par ses Flagelles, capturait sans se presser les gamètes.“ A ce moment je réussis de transporter le couple sur une nouvelle lamelle dans une goutte d'eau pure. La Multicilia n'avait pas lâché sa proie, mais elle avait été detachée de son point d'appui et la Pandorine s'était mise alors à entrainer son ennemi dans une course furibonde et cependant très circonscrite, car les flagelles de la Multicilia . . . trainaient sur le sol et cherchaient à y adhérer. . . . Tout d'un coup la Multicilia, parvint à fixer quelques-uns de ses Flagelles au sol et les mouvements de son adversaire ne furent plus capables de l'entrainer. La Multicilia détacha un troisième gamète de l'entérieur de la Pandorine, puis, grossie et suffisamment pourvue elle retira lentement à elle le pont du plasma et finit par abandonner sa proie (S. 130—131, 1903, PÉNARD).

Empfindungen bei den betreffenden Organismen sich direkt aufdrängt und es gewichtiger Gründe bedarf, um jede Spur von solchen zu negieren.

In sehr treffender Weise unterwirft neuerdings VIGNON die extrem mechanistischen Ansichten von VERWORN und JENNINGS einer Kritik: er zeigt u. A., daß die Membranellen einiger Infusorien, z. B. des Stentors, in sehr verschiedenen, stark variierenden Richtungen schlagen können, aber auch daß die Reaktionen der Infusorien auf normale Reize viel komplizierterer Natur sind, als es aus den Versuchen von JENNINGS zu folgen scheint.[1])

In noch höherem Maße, als bei der Betrachtung der Plasmodromen, muß es in Bezug auf die höheren Protisten im Auge behalten werden, daß die Gesamtheit der Bewegungserscheinungen und der Reizreaktionen nur einen kleinen Bruchteil der Lebensäußerungen derselben ausmachen. Waren bei den kardinalen Vorgängen der Reproduktion und der Formbildung der ersteren nur ganz vage Koordinationen, resp. Wechselbeziehungen der Einzelteile nachweisbar, was ja in Anbetracht des Fehlens streng differenzierter Organe und Körperform (abgesehen von Skeletbildungen) selbstverständlich erschien, so treten bei den höchsten Repräsentanten der Einzelligen, den Ciliaten, sowohl in ihrem morphologischen Ausbau, wie namentlich in den Vorgängen der Reproduktion, der Konjugation, der physiologischen und experimentellen Regenerationen, eine Einheitlichkeit des Ganzen, resp. Koordination der Einzelteile auf, welche uns direkt die Vorstellung aufzwingen, daß ein prinzipieller Gegensatz zwischen denselben und den „nicht elementaren" vielzelligen Organismen nicht besteht, daß nur quantitative, und zwar nicht besonders bedeutende Unterschiede zwischen einem „einzelligen" Infusor, z. B. dem Stentor und einem beliebigen, ziemlich hoch organisierten Evertebraten durchzuführen sind, kurz, daß die „Zelle" in diesem Falle kein elementarer, sondern ein zusammengesetzter Organismus ist.

In einem interessanten Essay hat WHITMAN den Versuch gemacht, auf Grund allgemeiner Erwägungen und besonders der hohen Organellenausbildung der höheren Infusorien, die Unhaltbarkeit einer Gleichstellung derselben mit einfachen Zellen darzutun: „In the Infusoria we see most complex organisations worked out within the

[1]) Nous suivions un jour les mouvements d'une Paramécie; sa course était limitée de tous côtés par des débris de Zooglée. Si la Paramécie n'avait pas été capable de plus de coordination que ne l'est un muscle coupé (ainsi le veut JENNINGS), parvenue au contact du rempart de Zooglée, elle se serait arrêtée, comme le font souvent les Infusoires lorsqu'ils rencontrent des corps solides. Ou encore, elle aurait exécuté la serie de mouvements, soi-disant machinaux, que le meme JENNINGS a detaillés ... or, l'animal se comporta, sous nos yeux tout autrement. Il effila sa partie antérieure de façon à la faire pénétrer, comme une trompe, dans la masse de Zooglée; pour y mieux parvenir, il combina les contractions de ses téguments avec les battements énergiques de ses cils. Après quoi, il renfla la portion de corps, qui s'était déjà crée un passage, de façon à elargir la brêche et se hâla de son mieux sur le bourgeon charnu ainsi incrusté dans l'épaisseur de l'obstacle. Ces efforts combinés demeurant infructueux, la Paramécie recula et reprit, en arrière de la muraille qu'elle n'avait pu franchir, sa forme ovale habituelle. Mais ce fut, pour recommencer, un peu plus loin, la même suite d'opérations. La résistance de la Zooglée se trouvant moins forte, ou l'animal ayant mieux manœuvré, il réussit à se frayer un chemin, et, du côté opposé, parvenu dans des eaux plus libres reprit sa course érrante."

Diese Schilderung gehört zu den allergewöhnlichsten Beobachtungen an den Infusorien und dürfte die vorkommende Mannigfaltigkeit und Kombinationen der Bewegungen bei weitem nicht erschöpfen.

limits of a single all. We often see the formative forces at work and structural features established before fission is accomplished.“ Die Infusorien besitzen einen Mund, Pharynx, zuweilen eine Andeutung eines Verdauungstractus (Carchesium, Greenwood), Cytoafter, kontraktile Myonemen und schließlich einen wunderbar komplizierten und in seiner Wirkung die strengste Koordination voraussetzenden Wimper-, Cirren-, Membranellenapparat. Whitman macht u. A. auf die von Schuberg und namentlich von Gruber näher geschilderten Membranellen des Stentors aufmerksam, welche in regelmäßiger Reihe die adorale Wimperzone begrenzen. Ein Vergleich derselben mit den sog. Eckzellen der Cyclas cornea ergibt in der Tat eine frappante Analogie beider Gebilde: die Membranellen des Stentor bestehen aus zwei feinen, verklebten Lamellen, welche sich in einzelne feine Cilien auflösen lassen. An der Basis der Lamellen tritt eine Basalleiste hervor, welche aus einzelnen diskreten Basalkörpern besteht (N. Mayer). Die Basalleiste setzt sich ihrerseits in einen spitz zulaufenden Segel fort, welcher mit feiner Terminalfaser endigt; letztere sind ihrerseits durch eine Basalfibrille miteinander verbunden, deren kontraktile Natur durch Mayer nachgewiesen wurde. Die Verhältnisse der Eckzellen der Lamellibranchier, wie sie von Engelmann und neuerdings von Vignon geschildert wurden, gleichen in der Tat diesen Strukturen vollständig, wobei jede Zelle eine Lamelle einschließt; „so finden wir,“ sagt Gruber, „in einem Tiere, das schon hoch auf der Stufenleiter der vielzelligen Organismen steht, dieselben Grundelemente wieder, wie in dem einzelligen Infusionstierchen“ ...

Diese und andere, von Gruber, Whitman, Vignon u. A. hervorgehobene Tatsachen aus der Organisation der Infusorien, welche bereits den älteren Untersuchern der Ciliaten bekannt waren, können für uns allerdings sozusagen nur als „Indizienbeweise“ gelten; eine strenge analytische Verarbeitung dürfte natürlich nur die genaue Untersuchung der Bewegungen der Infusorien, namentlich der kriechenden hypotrischen, mit ihren Cirren und Membranellen gestatten; über allgemein lautende Beschreibungen und Angaben, kam jedoch die Forschung bis jetzt nicht weiter.

Für die Beantwortung unserer Ausgangsfrage nach der Organisationsstufe der Ciliaten muß, wie eingangs bereits hervorgehoben wurde, Zweifaches konstatiert werden: existiert eine funktionale Verknüpfung (Korrelation) zwischen den einzelnen, räumlich getrennten (und nicht in Abhängigkeit von Ursache und Wirkung stehenden) Einzelteilen des Organismus? Existieren noch außerdem sekundäre Verknüpfungen der einzelnen Geschehenskomplexe, welche wir als Faktoren P, Q ... (als Centren) zu unterscheiden haben?

Als Hauptmittel zur Beantwortung der ersten Frage können uns die interessanten und komplizierten Erscheinungen der Formentwicklung der Infusorien dienen. In der Tat, jedes ausgebildete Infusorienindividuum setzt, im Gegensatz zu vielen anderen Protozoen, einen ziemlich komplizierten Entwicklungsgang voraus, da die Entstehung desselben aus dem Mutterindividuum stets mit komplizierten Umgestaltungen des Zelleibes verknüpft ist und keinesfalls einer typischen, einfachen Zellhalbierung gleichgestellt werden kann. Der Teilungsvorgang der Infusorien wurde in eingehender Weise von Balbiani, dann namentlich von Schuberg und neuerdings Johnson (Stentor), von Günther, Wallengren u. A. an hypotrichen Infusorien

studiert. Die Organellen des Mutterindividuums gehen zum Teil durch Halbierung und Umgestaltungen auf die Tochterindividuen über, zum anderen müssen sie jedoch von letzteren erst neu gebildet werden.

Der Vorgang der Teilung wird bei Stentor, nach Johnson's Schilderung, durch das Auftreten eines Wimperbandes — der Anlage der adoralen Zone des hinteren Individuums — an der linken Körperseite eingeleitet; durch eine Krümmung seines hinteren Endes wird die Cytopharynxeinstülpung markiert; vor dem Wimperband schnürt sich schließlich der Körper ein und zwar derart, daß ein typisches neues Stirnfeld zustande kommt (Fig. 123).

In die Zeit des ersten Auftretens des neuen Wimperbandes tritt auch eine neue kontraktile Vakuole in der Nähe des Hinterendes des Bandes auf. Bei Stentor coeruleus handelt es sich dabei um eine Umwandlung einer gewöhnlichen Vakuole, bei Stentor roeselii entsteht die neue Vakuole durch eine lokale Anschwellung des hinteren zuführenden Kanals der alten.

Noch komplizierter sind die Teilungserscheinungen der hypotrichen Infusorien, indem in diesen Fällen nicht nur ausgedehnte Neubildungen, sondern auch Resorptionserscheinungen der Organellen des Muttertieres stattfinden. Die ausführlichen Untersuchungen Wallengren's führen hier zu folgenden Ergebnissen: das ganze Wimperkleid der beiden Teilhälften wird erneuert; die neuen Wimpern wachsen aus dem Entoplasma hervor durch die Pellicula, welche an der Anlagestelle resorbiert wird. Das Peristom des hinteren Individuums wird ebenfalls ganz neu angelegt. Aber auch die alte Mundöffnung des vorderen Individuums wird mehr oder weniger erneuert: die einzelnen Bestandteile derselben werden neu angelegt, nachdem die entsprechenden alten zurückgebildet worden sind. Das aborale Körperende, welches auf den hinteren Sprößling übergeht, wird ebenfalls von Grund aus erneuert; das alte Körperende fällt bald einer Umbildung, bald einer totalen Resorption anheim. In diesem Falle wird ein ganz neues Körperende vor dem alten angelegt. Die alten Organe oder Körperteile, welche durch diese Neubildungen überflüssig geworden sind, werden resorbiert und unter normalen Verhältnissen niemals abgeschnürt oder abgeworfen. Geradezu wunderbar sind u. A. die Vorgänge am Hinterende der Stylonychia mytilus bei der Neuformung des hinteren Sprößlings: nachdem die neuen Aftercirren angelegt wurden, wird das Schwanzende mit den alten Aftercirren und einigen Randcirren durch eine tiefe Furche scharf abgegrenzt, und ganz allmählich, unter ständig fortschreitenden Resorption der letzteren, in das Körperinnere versenkt (Fig. 219).

Unabhängig von den ausgiebigen Resorptions- und Neubildungserscheinungen während und infolge der Teilung, wurden schon vor längerer Zeit, namentlich bei Stentor von Balbiani, neuerdings von Johnson eigentümliche, periodisch auftretende Renovationen der oral gelegenen Organe geschildert; ohne bekannten Grund werden die alten, scheinbar abgenutzten Organe, wie Peristom etc. abgeworfen und in entsprechender Weise von neuem gebildet.

Die kurz mitgeteilten Tatsachen können im Verein mit zahlreichen anderen Lebensäußerungen der Ciliaten als objektiver Beweis für eine strenge korrelative Verknüpfung der einzelnen Körperorgane des erwachsenen Individuums und der formbildenden Prozesse an verschiedenen Körperstellen angesehen werden. Es erlangen dadurch

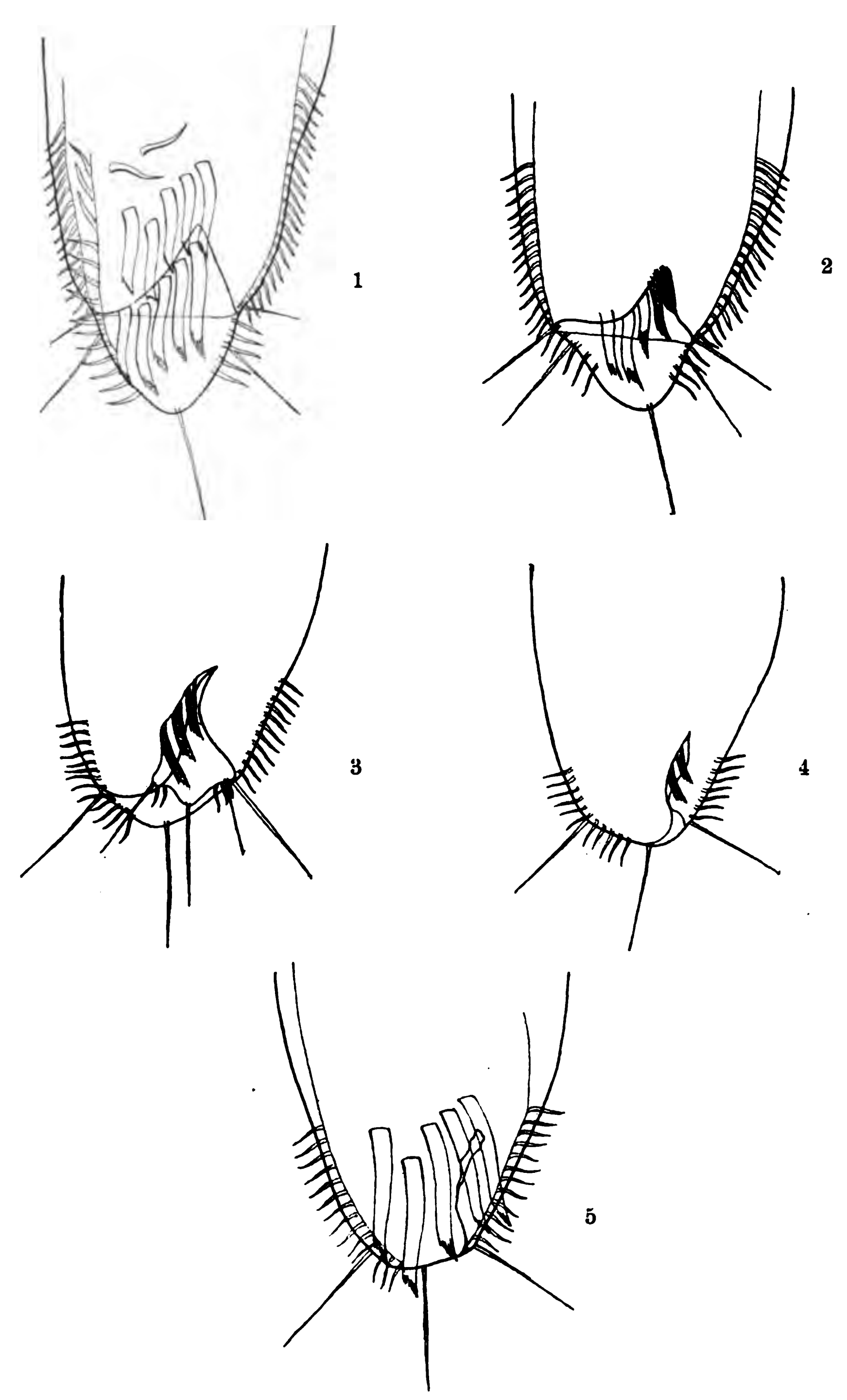


Fig. 219. Resorptions- und Neubildungsvorgänge am Hinterende der Stylonychia. (Nach WALLENGREN '901.)

die Ciliaten einen ganz neuen Organisationsfaktor im Vergleich zu den Plasmodromen, bei welchen eine Berechtigung für eine derartige Annahme nicht bestand. Solange wir uns jedoch im Rahmen des normalen Geschehens bewegen, kann nur von einer sozusagen statischen Korrelation der Einzelteile die Rede sein, indem in bestimmten Bezirken des Körpers bestimmte Bildungspotenzen zur Entstehung der Organanlagen, resp. zur Vollziehung der übrigen formbildenden Prozesse zu denken sind. Wenn wir z. B. an die in normaler Weise ablaufende Halbierung eines Infusors und an die gesetzmäßig lokalisierte Peristombildung an einer gegebenen Stelle, Cirrenentwicklung oder Resorption an einer anderen usw. denken, so ist eine Mosaikverteilung der Anlagen zu diesen Vorgängen, in Anbetracht ihrer typischen Lokalisation nicht von der Hand zu weisen. Eine gegenseitige Beeinflußbarkeit der Einzelgeschehen resp. ihre Subordination einem bestimmten, gemeinsamen Centrum wäre durchaus nicht nötig, da eine entsprechende zeitliche Regulierung oder Normierung des Ablaufens der lokalisierten Vorgänge in der Beschaffenheit der entsprechenden Anlagen selbst gelegen sein könnte. Es liegen hier dieselben Möglichkeiten vor, welche aus dem gesetzmäßig normalen Entwicklungsgeschehen des Metazoeneies, als Mosaikarbeit desselben abgeleitet wurden. Hier wie dort wird jedoch eine völlige Umwälzung unserer Anschauungen über den Ablauf der Prozesse durch die Ergebnisse des atypischen Entwicklungsverlaufes, wie er nach operativen Eingriffen auftritt, verursacht.

Es waren vor allem die bereits mehrfach erwähnten operativen Eingriffe, die sog. Merotomie der Infusorien, wie sie in den 80er Jahren von Balbiani, Gruber, Nussbaum, Verworn u. A. ausgeführt und in der neueren Zeit durch die Nachprüfungen von Lillie, Johnson, Morgan, Prowazek weiter ausgebaut wurden, welche ein ganz neues Licht auf die Art der Beziehungen der Einzelbezirke des Infusorienkörpers zu werfen vermögen.

Wird ein Stentor in eine beliebige Anzahl beliebig gewählter Stücke zerschnitten, so wird jedes von ihnen unter der Voraussetzung, daß es einen, wenn auch kleinen Kernbruchteil enthält, in ein vollständiges, proportional gestaltetes Individuum umgewandelt. Abgesehen von dem vordersten Teilstück, welches die ev. intakten Kopfbildungen wie Stirnfeld, Adoralzone usw., auch kontraktile Vakuole besitzt, müssen die übrigen Teilstücke das Fehlende, und zwar in entsprechenden Größenverhältnissen liefern; abgesehen von den Vorgängen an den Wundflächen, wird aber auch das ganze übrige Körpermaterial entsprechend und durchgreifend umgeändert, um die typische Form zu erlangen. Aehnlich wie bei entsprechender Halbierung werden übrigens die erhalten gebliebenen Organoide zum größten Teile nicht verwertet, sondern resorbiert und in einer dem Bruchstück proportionellen Größe umgebildet (Morgan). Durch entsprechend angelegte Schiefschnitte gelingt es durch Regeneration von den Wundflächen aus, Doppelmonstra zu erzeugen (Balbiani, Johnson), zum Teil auch eine überschüssige Organanlage (Peristom) an einer ungewohnten Stelle zu veranlassen (Heteromorphose Loeb's, Balbiani).

Die Gesamtheit der geschilderten Neubildungsvorgänge ist, soweit sie von den Wundflächen ausgeht, den schon lange bekannten Regenerationen der Metazoen, der Umgestaltung der Substanz des ganzen Teilstückes, den entsprechenden von Driesch, Morgan u. A.

entdeckten Restitutionen und Regulationen der Metazoen völlig identisch. Das, was bei den echten Regenerationen durch Neubildung von Zellen bei Reparationen und Regulationen, durch Umgestaltung und Umdifferenzierung derselben (Morphollaxis — MORGAN) vor sich geht, geschieht in völlig entsprechender Weise bei dem einzelligen Stentor. Die einzelnen Zellbezirke entsprechen somit vollständig den einzelnen Zellen des Metazoenleibes, und wir haben keine Veranlassung, einen prinzipiellen Gegensatz beider Geschehensarten auf Grund der Vielzelligkeit der Metazoen und der „Einzelligkeit" des Infusors zu konstruieren. Wir sehen somit, wie wenig das celluläre Geschehen als einziger adäquater Ausdruck der Entwicklungs- und Formbildungsvorgänge angesehen werden darf.

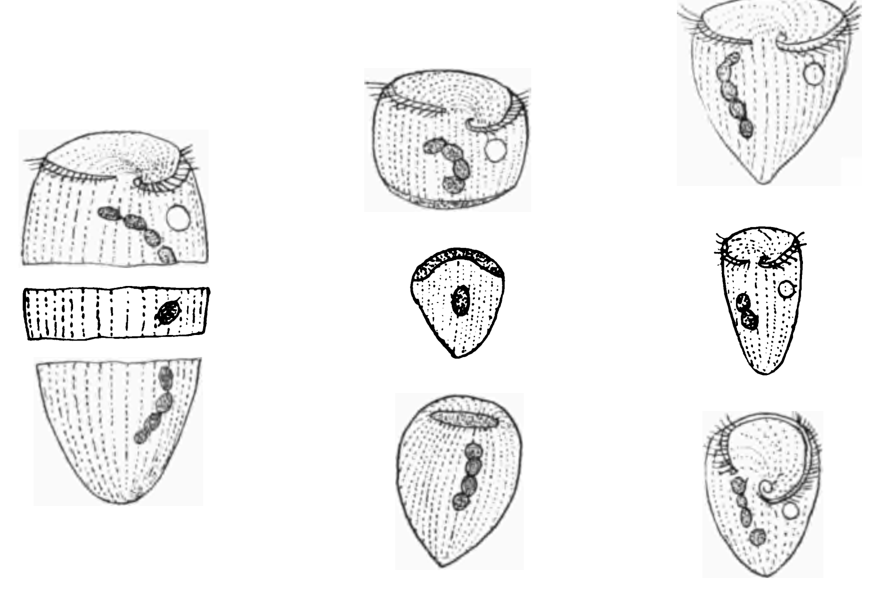


Fig. 220. Regenerationserscheinungen am Stentor. (Nach GRUBER '93.)

Kann nun ein Organismus, wie der Stentor und sicherlich auch die meisten anderen Infusorien, auf die Tatsache seiner „Einzelligkeit" hin als tatsächlich „elementar" angesehen werden? Wenn wir uns auf unsere Unterscheidungskriterien der elementaren und zusammengesetzten Organismen halten, so muß die Frage entschieden mit einem „Nein" beantwortet werden. Wir fanden vorhin, daß für uns zwei Geschehensarten in Organismen denkbar sind: solche, bei welchen sämtliche in Betracht kommende Einzelelemente durch korrelative Verhältnisse (durch funktionale Beziehungen) untereinander verknüpft sind (Elementarorganismen), und andere, bei welchen diese funktionalen Komplexe ihrerseits Funktionen anderer Faktoren sind, welche untereinander nicht unbedingt zusammenhängen müssen. Ein gegebenes Element *a* könnte demnach in diesem Falle sich an verschiedenen Kombinationen beteiligen, welchen sein Nachbarelement *b*, welches in anderen Fällen mit ihm verknüpft erschien, fern bleibt usw. (zusammengesetzte Organismen).

Wenn die Beobachtung des normalen Geschehens, Formbildung, Entwicklung der Infusorien, uns über die Entscheidung noch im Unklaren ließ, da immerhin die Möglichkeit mit der ersten Geschehensart auszukommen, vorliegen könnte, so lassen die auf experimentellem Wege am Stentor gewonnenen Ergebnisse, diese Deutung nicht mehr zu.

Der Stentor erweist sich als ein System von mehreren (soweit die Grenze der Regenerationsfähigkeit reicht) Einzelteilen, welche potentia das Vermögen besitzen, im isolierten Zustande durch entsprechende Umgestaltungen, Neubildungen usw., verkleinerte ganze, annähernd untereinander gleiche Individuen zu bilden. Der Stentor als Ganzes ist somit, nach der Ausdrucksweise von Driesch, ein „äquipotentielles System". Da jedoch außerdem innerhalb jedes omnipotenten Teiles die einzelnen Geschehensmomente in strenger, gegenseitiger harmonischer Abhängigkeit ablaufen, so kann das ganze System als „harmonisch äquipotentielles" (Driesch) bezeichnet werden (das Nähere s. Kap. XI).

Es braucht wohl kaum noch besonders hervorgehoben zu werden, daß das atypische Geschehen der einzelnen Bruchstücke des Stentors in ganz unzweideutiger Weise die korrelative Abhängigkeit der Einzelteile erkennen läßt, die wir als einem „zusammengesetzten" Organismus eigen aufgestellt hatten. Sollte diesem Kriterium der Vorwurf einer gewissen Einseitigkeit oder Willkürlichkeit gemacht werden, so dürfte er auch einer beliebigen anderen Definition kaum erspart bleiben können. Die zusammengestellten Tatsachen scheinen jedoch derart zu sein, daß eine biologische Trennung und Sonderstellung sämtlicher Protisten, ganz unabhängig von ihrer Organisationshöhe, nur auf Grund ihrer Einzelligkeit ganz unhaltbar erscheinen muß.

Wenn wir somit schon aus der summarischen Betrachtung der Protozoen, eine partielle Beantwortung der den Teil IV überschreibenden Frage versuchen, so dürfen wohl folgende Schlüsse als unausweichbar sich ergeben:

Der morphologische Typus eines einzelligen Wesens, welcher fast ausschließlich aus dem Fehlen bestimmter Zellabgrenzungen ihres Leibes, in vielen, aber durchaus nicht allen Fällen, aus ihrer Einkernigkeit erschlossen wurde, kann sich keinesfalls mit dem biologischen Postulat eines „Elementarorganismus" decken. Wenn die Gesamtheit der Protisten aus rein morphologischen Gesichtspunkten nach wie vor für **einzellige** Wesen angesehen wird, so müssen wir als Tatsache hinnehmen, daß in vielen Fällen der morphologische Begriff der Zelle sich mit dem biologischen eines „Elementarorganismus" nicht deckt, daß eine Einzelzelle zuweilen als ein bereits zusammengesetzter Organismus aufzutreten vermag.

Es dürfte jedoch für jetzt noch gänzlich unentschieden bleiben, ob schon innerhalb der Protistenreihe uns die grundlegende Sonderung vorliegt, oder nicht, ob m. a. W. die niederen Einzelligen im Gegensatz zu den höher organisierten, als tatsächliche „Elementarorganismen" aufgefaßt werden dürfen. Für eine begründete Beantwortung dieser schwerwiegenden Frage fehlen uns vorläufig sicher begründete Anhaltspunkte.

Kapitel XI.

Die Metazoenzelle.

Die Uebertragung unserer Fragestellung von den Protisten auf die Zellen der Metazoen bedeutet sowohl eine Erweiterung als auch eine Neugestaltung der Probleme. Dasjenige, was im ersteren Teil unserer Aufgabe selbstverständlich erschien — die Dignität eines Organismus, welche den einzelligen Lebewesen ohne weiteres zukam, tritt bei analoger Fragestellung in Bezug auf die Metazoenzellen entschieden in den Vordergrund. Wenn auch der zweite Teil unseres Problems, die Entscheidung, ob die als „Organismen“ erkannten Metazoenzellen tatsächlich elementar sind, in rein objektiver Weise, ohne vorgefaßte Meinung erörtert werden muß, so wird es selbstverständlich verkehrt sein, an deren Beantwortung ohne sichere Handhaben in Bezug auf die erste Frage heranzutreten.

Es treten uns hier zum erstenmal in vollem Lichte die Schwierigkeiten, welche einer scharfen Definition des Begriffes des „Organismus“ im Wege stehen, entgegen.

Daß nicht alles, was dauernd in zweckdienstlicher Weise funktionsfähig ist, als Organismus bezeichnet werden darf, ist ganz evident; es müßte ja in letzterem Falle jeder im chemischen Sinne nicht elementarer, zusammengesetzter Zellbestandteil eo ipso als Organismus bezeichnet werden und die Zelle wiederum als eine Summe einer Unendlichkeit niederer kleinerer Organismen aufgefaßt werden. Das wichtigste und naheliegendste Kriterium eines „Organismus“ — die Unabhängigkeit der Existenzfähigkeit und des Getriebes — läßt uns in Anwendung auf die Gewebeszellen in seiner wörtlichen Bedeutung im Stiche, da isolierte Gewebszellen nicht dauernd existenzfähig sind; es kann aber, wie bereits oben hervorgehoben wurde, der Grad der selbständigen Existenzfähigkeit keinesfalls als ein Maßstab für die Organisationshöhe der Zelle angesehen werden, da ja das Verhältnis beider Faktoren eher ein umgekehrtes ist. Das tiefere Eindringen in die Wechselbeziehungen der Einzelzellen im Verbande läßt vielmehr mit voller Sicherheit auf einen gewissen, zuweilen nicht unbedeutenden Unabhängigkeitsgrad des ganzen Getriebes der Einzelzellen schließen. Die Einbuße an Selbständigkeit der Existenzfähigkeit kann sich somit nur auf mehr sekundäre oder nebensächliche Seiten des Zellebens beziehen. Das celluläre Geschehen im Verbande läßt sich in zwei große Klassen einteilen: die ontogenetischen Vorgänge eines vielzelligen Organismus einerseits, und die Lebensvorgänge des ausgewachsenen andrerseits. Wenn auch die stoffliche

Grundlage und Umsätze der beiden Geschehensarten, namentlich die in Betracht kommenden chemischen und andere energetische Umsätze in vielen Fällen identische oder wenigstens analoge sein mögen, so ist ja im progressiven Charakter und Irreversibilität der ontogenetischen und in der Periodizität der physiologischen Prozesse eine derartig durchgreifende und scharfe Sonderungsmarke gegeben, daß ein prinzipieller, grundlegender Unterschied der ganzen Geschehensweise in beiden Erscheinungskategorien fast als logische Notwendigkeit angenommen werden muß.

Es kann aber durchaus nicht behauptet werden, daß alles Geschehen innerhalb eines wachsenden Organismus von demjenigen eines fertigen, grundverschieden sein muß: abgesehen von den periodischen, physiologischen Prozessen im ersteren, finden ja in vielen Geweben des letzteren echte progressive Neubildungsvorgänge statt, welche von denjenigen der Ontogenese durchaus nicht scharf geschieden werden können. Abgesehen von den physiologischen Regenerationen, wie z. B. Wachstum verschiedener Hautgebilde usw., können jedoch innerhalb der erwachsenen Organismen u. U. ausgedehnte ontogenetische Vorgänge wachgerufen werden, welche in keiner näheren Beziehung zu den periodischen physiologischen Prozessen innerhalb derselben Gewebe oder Organe stehen. Es gehören hierher die allgemein bekannten Regenerationserscheinungen nach künstlich gesetzten Defekten und die erst durch neuere Untersuchungen bekannt gewordenen, wunderbaren Regenerationen und Regulationen, welche vorläufig nur an niederen Organismen beobachtet wurden, wahrscheinlich jedoch auch den höchsten zukommen. Diese Regulationserscheinungen, welche ihre prinzipielle Identität mit den Prozessen der frühen Ontogenese verraten, müssen selbstverständlich mit letzteren zusammen als spezifische Leistungen der Organismen, den physiologischen Prozessen entgegengestellt werden.

Das celluläre Geschehen im Verbande wird somit in zwei große Klassen — das progressive und das periodische Geschehen — zerfallen müssen und jedes für sich auf die zutage tretenden Eigenschaften der Zellen, als echter „Organismen“ untersucht werden.

Es werden die vitalen Leistungen der Einzelzellen der zusammengesetzten Organismen, ähnlich wie vorhin der Protisten, von zwei verschiedenen Ausgangspunkten geprüft werden müssen. Die erste Aufgabe bezieht sich auf den Grad und den Charakter der Koordinationen der Einzelprozesse in der Zelle (auf die funktionale Verknüpfung derselben), gewissermaßen das innere Getriebe der Zelle; die zweite Art der Untersuchung, welche ebenfalls reich an wichtigen Aufschlüssen über den Charakter der Zelltätigkeit zu werden verspricht, liegt in der Erforschung der Antwortsreaktionen der Zelle auf äußere Einflüsse und Eingriffe; erst die gleichzeitige und gleichmäßige Berücksichtigung beider Seiten kann uns zu einem abgeschlossenen und abgerundeten Bilde und Vorstellung über den Charakter der Zelle als Organismus verhelfen. Die vergleichende Verwertung der Ergebnisse beider Forschungsmethoden kann jedoch zuweilen zu methodologischen Fehlschlüssen führen, indem in vielen Fällen zu wenig berücksichtigt wird, daß die Erweiterung der Kenntnisse über das Zellleben, welche durch Verwertung des atypischen Geschehens gewonnen werden kann, vorwiegend in extensiver Richtung liegt, indem Rückschlüsse auf die Ursachen und Mechanismus des normalen Geschehens nur in seltenen Fällen gestattet sind.

A. Eizelle und Blastomeren.

Eine befruchtete Eizelle wird, sich selbst überlassen, zum vielzelligen, nach bestimmten Gesetzlichkeiten gebauten Keim. Daß sie somit den zureichenden Grund für alle Entwicklungsvorgänge in sich birgt, ist evident und bedarf keiner weiteren Beweise; ebenso selbstverständlich ist es, daß dieser „zureichende" Grund sich irgendwie in der Beschaffenheit der Eizelle abspiegeln muß. Jede nähere Vorstellung über diese Beschaffenheit bietet jedoch eine unerschöpfliche Fülle schwierigster, zum größten Teil ungelöster Probleme.

Die erste, sich am meisten aufdrängende Vorstellung ist diejenige einer adäquaten Struktur der Eizelle, einer Struktur, welche als Substrat bestimmter Energieumsätze für die Erklärung der vorliegenden Entwicklungsvorgänge verantwortlich gemacht werden müßte.

Wenn man junge Entwicklungsstadien eines Embryo auf ihre allerersten Anfänge zurückverfolgt, so kann das Verfahren selbstverständlich bis auf die einzelnen Furchungszellen und logischerweise bis auf die betreffenden Bezirke des noch ungefurchten Eies ausgedehnt werden. Wir können somit bis zu einem gewissen Grade die Bildungsstätten oder Anlagen der späteren Organe auf die Furchungszellen resp. das Ei topographisch beziehen und auf letzterem sog.

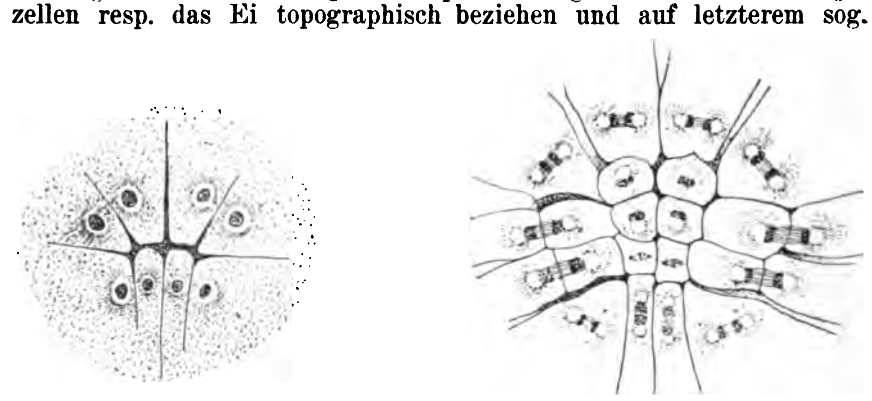


Fig. 221. Streng bilateraler Furchungstypus (Cephalopodenei). (Nach WATASÉ '91.)

„keimbildende Bezirke" unterscheiden (HIS). Schlägt man den umgekehrten Weg ein und versucht die einzelnen Furchungszellen in ihren Schicksalen resp. Nachkommenschaft zu verfolgen, wie es zuerst von ROUX am Froschei, dann in außerordentlich sorgfältiger Weise von ZUR STRASSEN (Ascaris) und zahlreichen amerikanischen Autoren an verschiedenen Wirbellosen geschehen ist (Cell-lineage), so muß der Furchungsprozeß als eine Art „Mosaikarbeit" (ROUX) ablaufen, indem eine strenge räumliche Verteilung des Materials und Anlage für einzelne spätere Körperbezirke und Organe dabei stattfindet.

Die Beobachtung des Furchungsverlaufes hat in der Tat für sehr zahlreiche Wirbellose eine ganz exquisite Gesetzmäßigkeit ergeben, welche um so auffallender erscheinen muß, als sowohl das Tempo der einzelnen Teilungen, als der Ort derselben und namentlich die

relativen Größen der Teilprodukte in gar keinem direkten Verhältnisse zu den sichtbaren Strukturen des Eies, resp. der Beschaffenheit des Protoplasmas stehen. Sie weisen somit, wie bereits hervorgehoben wurde, eine strenge, uns in vielen Fällen, dem Sinne nach völlig unverständliche Gesetzmäßigkeit auf.

Die Beurteilung der Bedeutung dieses gesetzmäßigen Ablaufes der Furchungsvorgänge für unsere Vorstellungen über den entsprechenden Aufbau der Eizelle ist nichts weniger als einstimmig.

Es müssen hier zunächst zwei Erscheinungsklassen streng auseinander gehalten werden. Die Frage, ob aus dem gesetzmäßig geregelten Ablaufe der Furchung auf gewisse architektonische Verhältnisse innerhalb der Eizelle geschlossen werden darf, muß ganz unabhängig von der Untersuchung der Beziehungen der Gesetzlichkeiten der Furchung zu späteren formbildenden Prozessen gelöst werden. Ebensowenig kann die Bedeutung der Gesetzlichkeit der normalen Vorgänge durch die hochmerkwürdigen Tatsachen der weitgehenden Regulationsfähigkeit der Eisubstanz oder einzelner Furchungszellen herabgesetzt werden, wie es z. T. seitens Driesch u. A. geschehen ist.

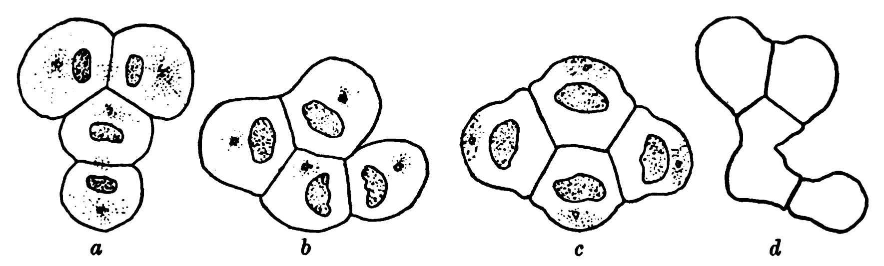


Fig. 222. Umlagerungen der Furchungszellen und Centrosomen der Ascaris megalocephala.
a—*c* nach Präparaten. *d* nach dem Leben.
(Nach zur Strassen '900.)

Wenn wir den Charakter der Gesetzlichkeit des Furchungsablaufes ohne Bezugnahme auf die weitere Verwertung der einzelnen Blastomeren berücksichtigen wollen, so können folgende Charakterzüge als die hauptsächlichsten unterschieden werden:

1. Die gegenseitige Orientierung der einzelnen Furchungsebenen gegeneinander geht nach bestimmten, nur selten nicht eingehaltenen Gesetzlichkeiten, indem sich dieselben gewöhnlich unter rechtem Winkel schneiden (Sachs und Hertwig) oder zuweilen parallel zueinander stellen. Es handelt sich dabei jedoch nicht um eine ausschließliche Durchführung der Hertwig'schen Regel, sondern um andere, uns unbekannte Gesetzlichkeiten. So ist z. B. in besonderem Maße das Ablaufen der zweiten Furche (Entstehung der 4-Blastomeren) im Ei der Ascaris bekannt, bei welchem die typischen T-Figuren entstehen, obwohl in der Beschaffenheit der Eizelle keine Anhaltspunkte für diese eigentümliche Einstellung der Spindelachsen wahrnehmbar ist (Fig. 222).

2. Die Einstellung der Spindelachsen ist von den Seitendruckverhältnissen durchaus unabhängig (worauf im speziellen neuerdings Rhumbler aufmerksam machte).

3. In bestimmten Eiregionen werden in ganz gesetzmäßiger Weise

sehr ungleichgroße Tochterzellen (Makro- und Mikromeren) durch den Teilungsvorgang geliefert (Fig. 223).

4. Es finden ganz gesetzmäßige Verschiebungen (Gleiten usw.), und Wanderungen der Furchungszellen gegeneinander statt, bevor auch die erste Andeutung eines formbildenden Prozesses angenommen werden könnte. Inwiefern diese Selbstordnung der Blastomeren (Cytotaxis — Roux) als rein physikalische Notwendigkeit des Gleichgewichtes von Flüssigkeitstropfen aufgefaßt werden darf, wie es Roux in überzeugender Weise für Furchungszellen des Frosches nachweisen konnte, läßt sich heute nicht entscheiden; es sind aber jedenfalls auch viel komplexere Momente mit im Spiele, wie es besonders aus dem Vorgange der Umwandlung der T-Figur des Ascarisembryo in eine Rombenstellung abzuleiten ist (s. zur Strassen Fig. 222).

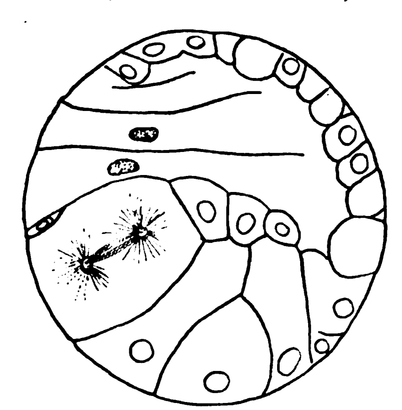


Fig. 223. Komplizierter Furchungstypus der Aricia (Annelid); links von der großen Blastomere in Mitose eine ganz rudimentäre Blastomere. (Nach Wilson '902.)

5. Es fallen in ganz unleugbarer Weise zuweilen in allerfrüheste Stadien der Furchung spezifische Differenzierungen einzelner Blastomeren.

Die merkwürdigste diesbezügliche Tatsache wurde von Boveri am Ascarisei entdeckt und hat seitdem eine weitgehende theoretische Verwertung erfahren. Von dem zweiten Teilungsschritt des Ascariseies angefangen, zerfallen die Chromatinschleifen sämtlicher Furchungszellen, mit Ausnahme einer einzigen, in eine Anzahl kleiner Chromatinkörner und etwas größere Endstücke. Letztere gehen in die Bildung der Aequatorialplatte nicht ein und werden im folgenden im Cytoplasma resorbiert. Es besitzt somit stets nur eine einzige Zelle, welche in sich die Keimbahn, d. h. die spätere Anlage der Geschlechtsdrüsen verkörpert, den vollen Chromatingehalt. Eine Spezifikation einer Furchungszelle ist somit in diesem Falle in untrüglicher Form schon auf dem Vierzellenstadium gegeben. In etwas abweichender Form wurden analoge Verhältnisse von Bonnevie für Ascaris lumbricoides nachgewiesen. Eine genaue Verfolgung der Keimbahn bis auf die allerersten Furchungsstadien ist bei Copepoden Haecker gelungen, obwohl die Charakteristik der letzteren eine wesentlich andere, als bei ersterwähnten Objekten ist (Fig. 224).

Es muß sich schon aus diesen wenigen Punkten mit Notwendigkeit ergeben, daß eine gewisse räumliche Orientierung in der Eizelle vorliegt, auch in denjenigen Fällen, wo weder Form noch Plasmabeschaffenheit uns einen morphologischen Bauplan innerhalb derselben aufdecken lassen.

Die „promorphologische" Bedeutung des Furchungsergebnisses, m. a. W. die festen Beziehungen der einzelnen Gruppen der Furchungszellen zu den späteren Organen ist nur in vereinzelten Fällen einer direkten Prüfung zugängig, obwohl die Wahrscheinlichkeit einer solchen schon aus aprioristischen Gründen sehr weitgehend zu sein schien. Wenn man die genaue Furchungsmosaik untersucht, und

sich an das normale Geschehen hält, so liegt natürlich der Gedanke nahe, wie er in systematischer Weise von WEISMANN und ROUX durchgeführt wurde, die Furchungsvorgänge als einen Zerlegungsprozeß aufzufassen, mit anderen Worten, den ganzen Komplex der Eigenschaften des zukünftigen Organismus, welche im Ei eingeschlossen sind, auf einzelne Furchungszellen zu zerlegen, wobei, selbstverständlich, dieser Zerlegungsvorgang mit einer immer größer werdenden Spezialisierung oder Einengung der „prospektiven Potenz" (DRIESCH) der einzelnen Blastomere verknüpft sein müßte. Wenn

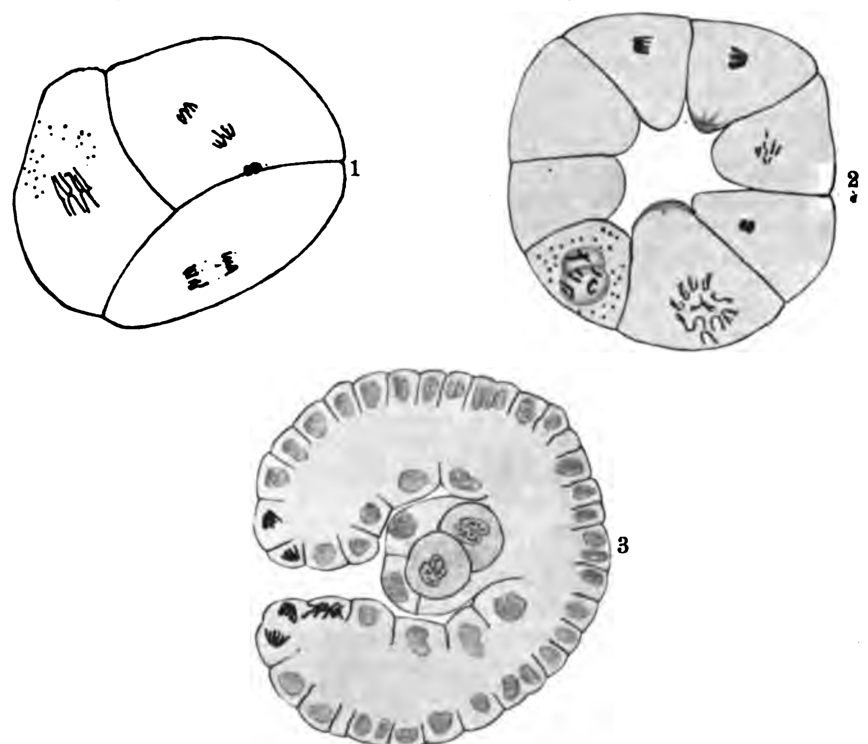


Fig. 224. Keimbahn bei Cyclops. (Nach V. HAECKER '97.)
Die Keimbahn ist in den frühsten Furchungsstadien durch Mikrosomenanhäufungen, heterotypen Teilungsmodus und Zweiteiligkeit des Kernes der betreffenden Zelle angedeutet.

wir uns an das streng normale Geschehen bei der Entwicklung des Eies halten, so muß notwendiger Weise „die prospektive Potenz" einer gegebenen Blastomere mit ihrer „prospektiven Bedeutung" zusammenfallen.[1])

Ist einmal die Tatsache der festen prospektiven Bedeutung rein

[1]) Die beiden angeführten Ausdrücke, welche den später zu schildernden Sachverhalt in treffender Weise bezeichnen, rühren von DRIESCH her: „Ich nenne die Gesamtheit dessen, was aus einem gegebenen Keimteil ontogenetisch werden kann, seine prospektive Potenz, im besonderen wende ich diesen Ausdruck auf die Keimesteile, meistens auf die konstituierenden Zellen: das mögliche Schicksal jeder Zelle ist ihre prospektive Potenz; das, was wirklich im Laufe einer gegebenen Ontogenese aus einer Zelle wird, werde ihre prospektive Bedeutung genannt, sie bezeichnet also ihr wirkliches Schicksal" ('98, S. 791).

deskriptiv in bestimmten Grenzen nachgewiesen, so können die Nachweise, daß bei künstlicher Abänderung des Entwicklungsganges, die prospektive Potenz einer Blastomere eine viel weitere sein kann, an der Gesetzlichkeit des normalen Ablaufes nichts ändern. Wenn das vielfach getan wird, und, wie DRIESCH sich ausdrückt „die Furchungsmosaik keine Mosaik der Potenzen ist", so darf der Satz nicht gefolgert werde, daß „die Furchungsmosaik keine Mosaik der prospektiven Bedeutungen" ist; es ist in der Verwechselung beider Begriffe derselbe Fehler möglich, wie wir denselben in der Frage nach der Koordination der Cilienbewegung bei Infusorien getroffen hatten. Wenn an einem isolierten Leibesstücke des Infusoriums ein rhythmisches Weiterschlagen der Cilien sich erhält, so darf daraus auf die völlige Autonomie, resp. eine Unbeeinflußbarkeit der Cilien in ihrem normalen Verbande, wie es VERWORN u. A., trotz der augenfälligsten Erscheinungen einer weitgehenden Koordination derselben getan, nicht geschlossen werden; ebensowenig kann die Tatsache einer ganz ungeahnten Erweiterung der prospektiven Potenz einer Blastomere oder eines beliebigen Eiabschnittes im abgelösten Zustande, etwas an dem normal stattfindenden mosaikartigen Verteilungsvorgange der beschränkten Potenzen auf die einzelnen Blastomeren ändern. Die erstere, experimentell erwiesene Tatsache muß jedoch ihrerseits unsere Vorstellungen über die Integralnatur der Eizelle, resp. der Blastomeren vom Grunde aus ummodeln.

Was geschieht nun bei der normalen, ungestörten Entwicklung aus dem Ei?

Wodurch, vermöge welcher Eigenschaften, durchläuft das Ei eine Mosaikfurchung, welche normalerweise in bestimmten Beziehungen zu späteren Organanlagen steht?

Es kommen für uns vor allem folgende Fragen in Betracht:

1. Ist der Vorgang der Furchung bis zur nachweisbaren Organanlage, ein Zerlegungsvorgang der Potenzen auf bestimmte Zellen oder Zellterritorien — eine Mosaikarbeit, welche somit einerseits eine Autonomie der Bausteine, andererseits logischerweise ein Aufgeben der Totalindividualität bedeuten soll, oder sind die abgegrenzten Eibezirke — die Furchungszellen, nur das, was ihnen ihre Beziehungen zum Ganzen aufprägen?

2. Worauf ist die Ursache der Differenzierung d. h. der progressiven Zunahme der Ungleichartigkeit zurückzuführen? Kann dafür der Vorgang selbst der Abgrenzung der einzelnen Zellen gegen einander oder der der Verteilung der Kernsubstanz auf mehrere Kerne verantwortlich gemacht werden?

Zur Beantwortung der ersten Frage muß zunächst noch einmal hervorgehoben werden, daß solange als die Entwicklung des Eies mit ganz typischem Furchungstypus in völlig regulärer Weise vor sich geht, eine Gliederung oder Zerlegung eines gewissen „Etwas", einer Anzahl uns unbekannter Entwicklungsfaktoren auf die einzelnen Furchungszellen oder Zellgruppen ohne weiteres gefolgert werden muß, da ja eine kontinuierliche Verfolgung des Entwicklungsganges eines gegebenen Eibezirkes in seinen Umwandlungen zu einer, dann zu mehreren Blastomeren und schließlich zu einer Organanlage, die völlige Unvariabilität dieser Vorgänge im normalen Zustande dartut; es ist nur ein unmittelbarer logischer Schluß aus dieser Tatsache,

wenn man bei dieser völligen Automatie des Entwicklungsganges, den einzelnen Elementen bereits vom Haus aus bestimmte Momente oder Eigenschaften als mitgegeben voraussetzt, welche unter geeigneten Bedingungen, eventuell Auslösungen usw. den typischen Entwicklungsgang ermöglichen. Die Vorstellung eines gewissen architektonischen Aufbaues oder Gliederung der Eizelle ist somit nicht von der Hand zu weisen, obwohl die speziellere Kenntnis der vorliegenden Verhältnisse fast alles zu wünschen übrig läßt. Als das Hauptprinzip einer derartigen Eiorganisation oder Architektur, muß eine Eiachse gedacht werden, welche den animalen mit dem vegetativen Pole des zukünftigen Keimes verbindet, wobei als letzterer die Region der Gastrulabildung bezeichnet wird. Bei einigen Eiarten sind von der Natur selbst gewisse Marken in Form von Pigmentanhäufungen angebracht, welche die festen, gesetzmäßigen Beziehungen der einzelnen Organanlagen zur Eiachse dartun. Die diesbezüglichen Haupttatsachen sind seit längerer Zeit bei partiell pigmentierten Amphibieneiern bekannt. Nach einer lange geführten Polemik kann jetzt die zuerst von Pflüger und namentlich Roux vertretene Ansicht mit gewissen Beschränkungen als gesichert gelten, daß bei ganz ungestörter, normaler Entwicklung, die spätere Medianebene des Keimes mit der ersten

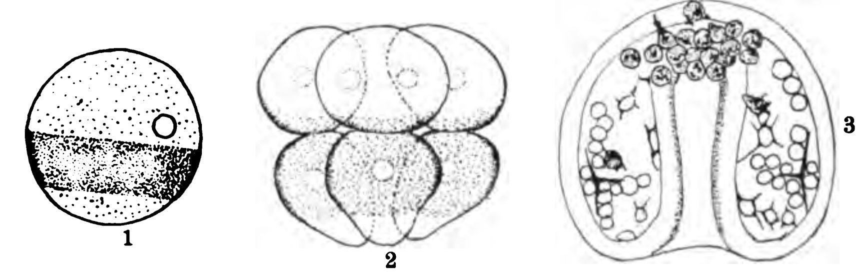


Fig. 225. Ei und Gastrula von Strongylocentrotus (nach Boveri '901). Die pigmentierte Zone resp. Zellen (3) sind durch Tüpfelung angegeben.

Furche zusammenfällt, oder, viel seltener, senkrecht auf derselben steht. In exquisiter Weise lassen sich als morphologische Belege für die Polarität des Eies die neueren Ermittelungen Boveri's an den Eiern des Strongylocentrotus lividus anführen. Die Polarität derselben läßt sich mit Sicherheit bis auf die Ovocyte und sogar noch früher zurückverfolgen; in den von der Ovarialwand losgelösten Ovocyten ist der animale Pol durch den Kanal der Gallerthülle gekennzeichnet. Im fertigen Ei konzentriert sich das rötliche Pigment, welches im Ektoplasma zerstreut lag, zu einer ringförmigen Zone, die zur Eiachse senkrecht steht und der vegetativen Hälfte des Eies angehört. Die Furchung vollzieht sich in strenger Anlehnung an diese Polarität. Vor allem zeigt sich die Differenzierung der Larvenorgane von der Schichtung des Eies bestimmt. Die drei im reifen Ei durch die Pigmentierung unterscheidbaren Zonen entsprechen den drei Primitivorganen der Larve; die vegetative unpigmentierte Kappe liefert das primäre Mesenchym und also auch das Larvenskelett, die pigmentierte Zone bildet den Darm und seine Derivate, die unpigmentierte animale Hälfte der Eier liefert das Ektoblast und seine Differenzierungen.

Ein höchst lehrreiches Beispiel der frühzeitigen Sonderung

des Kernmaterials für bestimmte, rein topographisch zu nehmende Embryonalbezirke, liefern die merkwürdigen Versuche von Boveri mit partieller Befruchtung; bei dispermer Befruchtung der Seeigeleier kommt in vielen Fällen nur ein Spermakern zur Kopulation mit dem Eikern, resp. zur Bildung eines Furchungskerns mit normaler Chromosomenzahl. Der zweite Spermakern bildet abseits eine selbständige Spindel und liefert Furchungszellen mit entsprechend kleinen Kernen; es gelang nun Boveri in einigen Fällen unter diesen abnorm befruchteten Eiern, fast normale Plutei zu züchten, bei denen ein Drittel des Körpers sehr kleine und entsprechend zahlreiche, die anderen zwei Drittel große Kerne enthielten (Fig. 226); dieses kleinkernige Drittel kann zwar verschiedenen Bereichen des Pluteus angehören; stets aber repräsentiert es einen Bezirk, der alle Zonen vom animalen zum vegetativen Pol umfaßt, so daß also auch der Darm ein entsprechendes kleinkerniges Drittel besitzt.



Fig. 226. Teil der Wimperschnur eines Pluteus durch partielle Doppelbefruchtung entstanden. (Nach Boveri '904.)

Einige andere Eiarten, wie manche Annelideneier (Nereis, Wilson) Myzostoma (Weeler, Driesch), geben durch Anhäufungen bestimmter Stoffe, zuweilen durch eine ausgesprochene Bilateralität der Eiform (z. B. Cephalopodenei, Watasé) u. m. a. einen direkten morphologischen Ausdruck für die Eiaxe, resp. die Eipolarität. In welchem Umfange die Fälle von exquisit bilateral verlaufender Furchung in diesem Sinne verwertet werden können, wurde bereits oben hervorgehoben.

Den angeführten Belegen für eine bestimmte Eiorganisation, welche aus der Beobachtung des normalen Ablaufes der Entwicklung abgeleitet werden und nur für die prospektive Bedeutung der einzelnen Bezirke des Eies verwertet werden können (Driesch), reiht sich eine Anzahl experimenteller Ergebnisse, welche, die Tatsache der Zerlegungsarbeit bei der Furchung in gewissem Umfange stützend, uns zugleich in wohl eindeutiger Weise darzutun vermögen, wie gering die Tragweite der wirklichen Unabhängigkeit der einzelnen Blastomeren, und wie einheitlich der ganze Keim, zum mindesten in den ersten Entwicklungsstadien ist.

Das erste diesbezügliche, berühmt gewordene Experiment verdanken wir Roux: durch Anstechen einer Blastomere des Froscheies auf dem Zweizellenstadium mit einer glühenden Nadel, konnte Roux den Nachweis erbringen, daß die am Leben bleibende zweite Blastomere einen Halbembryo (Hemiembryo lateralis) liefert; das Abtöten je zweier hinterer oder vorderer Zellen des Vierzellenstadiums ergab annähernde Hemiembryonen posterior, resp. anterior. Die nachfolgenden Erscheinungen an diesen Hemiembryonen, sowie die abweichenden Versuchsergebnisse von O. Hertwig, Morgan u. A. lassen allerdings den gewollten Beweis einer echten Mosaikverteilung als durchaus nicht erbracht, oder wenigstens nicht eindeutig erscheinen (s. u.). Die klarsten Tatsachen in diesem Sinne liefern uns dagegen die oft zitierten Erscheinungen an den Ctenophorenkeimen (Chun,

Driesch und Morgan, Fischel) und an den Eiern der Schnecke Ilianassa (Crampton). Isolierte Blastomeren, oder sogar Bruchstücke des ungefurchten Eies der ersteren, lassen nach den übereinstimmenden Angaben der genannten Autoren stets deutliche, entsprechende Teilbildungen entstehen, welche sich namentlich dank der typischen Anzahl der Rippen und Darmtaschen der Ctenophoren, mit aller Deutlichkeit diagnostizieren lassen; die Mosaikverteilung geht bei diesen Eiern so weit, daß nach Fischel's Experimenten, bei Entnahme einzelner Mikromeren des 16-Zellenstadiums, die entsprechenden Ruderplatten fehlen. Von gleicher Eindeutigkeit sind die Resultate der Versuche von Crampton an dem Gastropoden Ilianaßa, dessen isolierte Blastomeren typische Teilbildungen liefern; werden auf einem 3-Zellenstadium die typische Makromere, der sog. Dotterlappen, entfernt, so entwickelt sich ein normal aussehender Keim ohne jede Andeutung von Mesenchym.

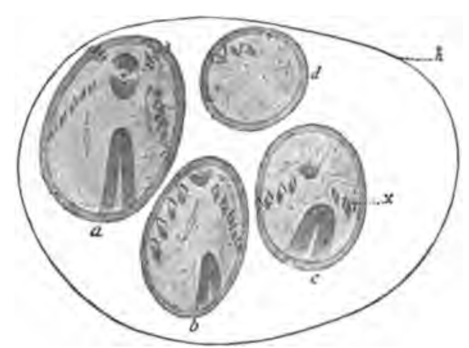


Fig. 227. Vier Teilembryonen aus ungleichmäßig isolierten Stücken eines Ctenophoreneies. Die Gesamtzahl der Rippen (8) entspricht der typischen Zahl eines normalen Tieres.
(Nach A. Fischel '97 aus O. Hertwig '98.)

Sobald wir somit einige, wenn auch nicht besonders zahlreiche Fälle einer echten Verteilung und Sonderung der Potenzen auf diskrete Einheiten — die Blastomeren — nachgewiesen haben, so muß, ganz unbekümmert um andere, uns weiter zu beschäftigende Tatsachen, ein Grund für diesen eigentümlichen Vorgang innerhalb der Eizelle aufgesucht werden. Da die hierzugehörenden Tatsachen teils aus älterer Beobachtung des normalen Geschehens, teils aus bereits älteren Experimenten, viel früher, als die anderen, die Verhältnisse um vieles komplizierenden, bekannt wurden, so haben die älteren, aber bereits auf streng cellulärer Basis stehenden Erklärungsversuche der Ursachen der Differenzierungen des Keimes, oder, was dasselbe ist, der Vererbungserscheinungen, einen hochgradig präformistischen Charakter getragen und können nach Driesch's treffendem Ausdruck als maschinelle, komplikative Zerlegungstheorien bezeichnet werden. Das Wesentliche und allen Gemeinsame ist die Annahme einer progressiv fortschreitenden, immer feineren, bis ins kleinste geregelten Zerteilung einzelner Qualitäten eines unbekannten Etwas. einer Vererbungssubstanz, auf die einzelnen Keimteile.

Unserer engeren Aufgabe gemäß, können wir bei unserer Betrachtung nur diejenigen Versuche berücksichtigen, welche von streng cellulären Begriffen ausgehen; unter diesen stehen die in Fort-

setzung der NÄGELI'schen Vorstellungen über die Vererbungssubstanz — das Idioplasma — in alle Details ausgebauten Vorstellungen von ROUX und namentlich die Keimplasmatheorie von WEISMANN obenan.

Sobald man die einschlägigen Probleme auf cellulären Boden verlegt, so spitzen sich die Fragen in der Richtung zu, in welchem Zellorgane oder Zellbestandteile die mosaikartige Verteilung der Potenzen sich abspielt, m. a. W. welches Organ als Träger der verschiedenen erblichen Eigenschaften angesehen werden kann?

In seinen sehr interessanten Ausführungen über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren, kam ROUX ('83) zur Aufstellung des Begriffes einer qualitativen und quantitativen Teilung des Chromatins und von da zur Vorstellung, daß die Eigenschaften der karyokinetischen Figur zu einer bis ins feinste durchgeführten Sonderung durch konsekutive Halbierung, der verschiedenen, in dem Furchungskern enthaltenen Anlagesubstanzen auf die einzelnen Furchungszellen führen: „Das Wesen der Furchung möge demnach darin bestehen, daß sie den Kerninhalt qualitativ scheidet und ihn zugleich in einer Weise ordnet, welche die Lage der späteren differenzierten Organe des Embryo im voraus bestimmt. Diese qualitative Scheidung und bestimmte Lagerung betreffen vorzugsweise das Kernmaterial und sind durch die indirekte Teilung vermittelt." Die Anwesenheit bestimmter Kerneigenschaften innerhalb einer Blastomere soll somit für seine prospektiven Eigenschaften maßgebend sein.

In seiner höchsten Vollendung tritt uns diese moderne Präformationsanschauung in der Keimplasmalehre WEISMANN's auf, welche, auf celluläre Basis und Begriffe übertragen, in dem Kernchromatin einen höchst komplizierten Bau aus einzelnen elementarsten Vererbungsträgern, den „Biophoren" erblickt, welche in ihrer Gruppierung zu Determinanten, Iden, Idanten (letztere mit Chromosomen identisch) und entsprechender Verteilung bei erbungleichen Teilungen die erblichen Eigenschaften, das betreffende Keimplasma auf alle Körperzellen übertragen.

Die verschiedenen Angriffe gegen diese und jede andere denkbare präformistische Ansicht über das Wesen der Entwicklungsvorgänge gehen von verschiedenen Erwägungen und Standpunkten aus.

Die eine, wohl schwerwiegendste Gruppe der Beweisführungen geht von der Feststellung der Tatsache, daß eine derartig absolute und scharf umschriebene Beschränkung der prospektiven Potenzen bei den Blastomeren gar nicht besteht. Das Etwas, was wir als Grund der Entwicklung nennen können, wäre demnach bei dem Furchungsvorgang gar nicht zerlegbar.

Es vermögen jedoch diese Einwände, deren ausführliche Begründung weiter unten folgt, zwar den Geltungsbereich des präformistischen Gedankens in hohem Maße einengen, können jedoch an den bestehenden Tatsachen (z. B. Ctenophorenblastomeren) nichts rütteln. Es kann jedoch den angeführten Ansichten auch der Vorwurf gemacht werden, daß keine direkten Tatsachen zugunsten der Lokalisation der Vererbungspotenzen in der Kernsubstanz angeführt wurden.

Es hatten in der Tat ROUX's Annahmen den Boden rein hypothetischer Wahrscheinlichkeitsgründe, die sich aus der Betrachtung der karyokinetischen Figur ergaben, nicht verlassen.

WEISMANN's Beweisführungen, obwohl auf geistreicher Interpretation der Reifungs- und Befruchtungstatsachen fundiert, schließen

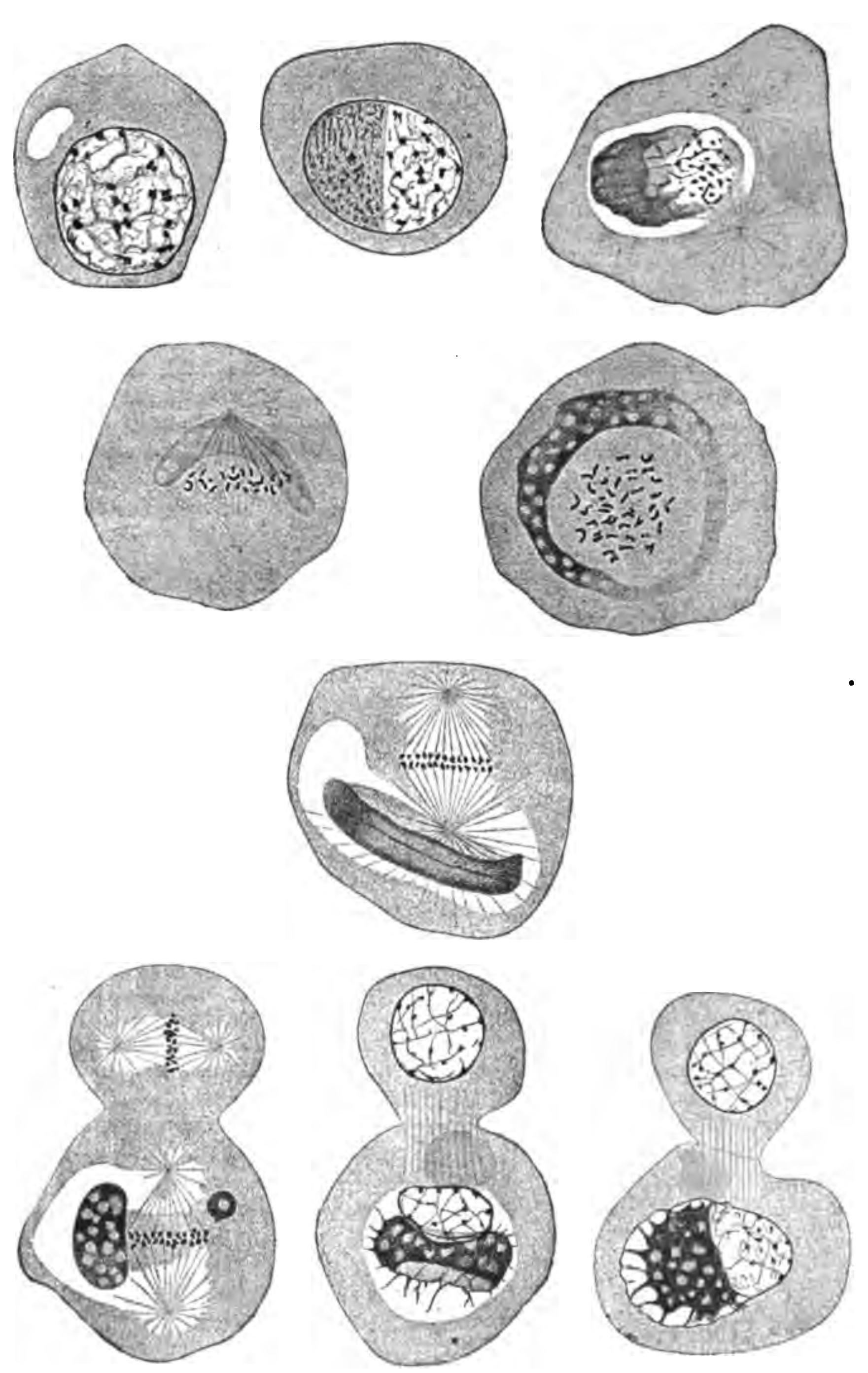


Fig. 228. Ovocytenbildung bei Dytiscus.
(Nach GIARDINA '901 aus BOVERI '904.)

trotzdem in sich einen gewissen Zirkel ein (indem die Auffassung der Quer- und Längsspaltungen der Chromosomen als qualitativ verschiedener Vorgänge zum Teil als Erklärung für die Tatsachen der Reifung herangezogen, zum Teil aus letzteren erst bewiesen wird). Eine eingehendere tatsächliche Begründung desjenigen, was als erstes feststehend sein sollte, die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen im Keim, wurde erst ganz neuerdings von Boveri unternommen.

Seine Beweisführungen gehen sowohl von dem Nachweise qualitativer Anomogeneität des einzelnen Chromosoma, als auch der Verschiedenwertigkeit der einzelnen Chromosomen eines Kernes.

Erstere äußert sich im Verhalten der Kernschleifen der somatischen Zellen von Ascaris megal., welche nach der bekannten Entdeckung Boveri's, im Gegensatz zu den späteren Keimzellen, einen Teil ihres Chromatins (die Enden der langen Chromatinschleifen) abstoßen und im Plasma degenerieren lassen. Einen analogen Diminutionsvorgang konnte zwar auch an einer anderen Ascarisart (K. Bonnevie), sonst aber vorläufig bei keinem anderen Objekte gefunden werden. In etwas abweichender Weise, ohne direkte Beziehung auf einzelne Chromosomen, findet eine eigentümliche ungleichmäßige Verteilung der Chromatinmasse bei der Teilung der Ovogonien des Dytiscus statt, welche nach den interessanten Befunden Giardina's neben dem Ovocyten, 15 Nährzellen aus sich hervorgehen lassen, wobei nur der erstere die Gesamtheit des Chromatins zugeteilt bekommt (Fig. 228). Inwiefern jedoch dieser Vorgang zugunsten der Annahme einer Ungleichwertigkeit innerhalb jedes Chromosoms verwertet werden kann, wie es Boveri tut, bleibt sehr zweifelhaft.

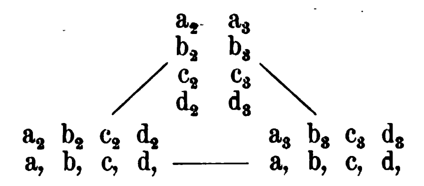
Der schwerwiegendste Beweis für die Ungleichwertigkeit der Chromosomen innerhalb des Kernes wurde von Boveri in höchst scharfsinniger Weise aus der Beobachtung der Entwicklung des Seeigeleies bei dispermer Befruchtung abgeleitet.

Der Gedankengang ist folgender. In einem doppelbefruchteten Ei entstehen durch Teilung der beiden Spermocentren regulärerweise 4 Pole. Der aus der Vereinigung der beiden ♂ mit ♀ entstandene Furchungskern enthält ein Drittel Chromosomen mehr, als normal, welche sich zwischen den 4 Polen ordnen, wobei das Ei simultan in 4 Zellen zerfällt. Es ist nun evident, daß die Spalthälften jedes Chromosoms nur mit je 2 Polen in Beziehung treten können, es können somit von einem bestimmten Chromosoma x nur 2 der 4 simultanen Blastomeren einen Anteil erhalten, die anderen 2 nicht. Nimmt man nun die Anzahl der Chromosomen der Vorkerne als 4, so werden 12 Chromosomen, a^1, b^1, c^1, d^1, a^2, b^2, c^2, d^2, a^3, b^3, c^3, d^3, ganz nach Zufall zwischen 2 der 4 Pole gebracht. Die 4 Blastomeren erhalten nicht nur im Durchschnitt weniger Chromosomen, als normal, sondern auch im allgemeinen eine verschiedene Anzahl und ganz verschiedene Kombinationen derselben. Die 4 Zellen sind in allen Plasmaeigenschaften essentiell gleichwertig, jedoch verschieden in ihrem Chromatinbestand. Beruht die pathologische Entwicklung dispemer Keime auf einer Störung des Protoplasmas, so müssen die Derivate aller 4 Zellen in gleicher Weise pathologisch sein; beruht sie auf dem abnormen Chromatinbestand, so ist zu erwarten, daß sie sich verschieden verhalten. Die Versuche ergaben in eklatanter Weise das letztere.

Zum Verständnis der folgenden Ergebnisse sei vorausgeschickt,

daß isolierte 1/4 Blastomeren des Echinidenkeimes, wie DRIESCH gezeigt hat, völlig normale, entsprechend kleine Plutei liefern (s. u.). Alle 4 Blastomeren sind, wie BOVERI ergänzend mitteilt, in gleicher Weise hierzu befähigt.

Die isolierten 4 Blastomeren eines dispermen Simultanvierers entwickeln sich dagegen nicht nur sämtlich pathologisch, sondern unter völlig identischen Bedingungen in der Regel verschieden und verschieden weit. Bis in das Blastulastadium geht die Entwicklung fast bei allen normal vor sich, von da ab zeigt sich aber, daß höchstens eine der vier Blastomeren zur Bildung eines Pluteus sich anschicken kann. Ganz anders (und darin ist eine weitere Stütze für die von BOVERI vertretene Ansicht zu erblicken) geht die Entwicklung derjenigen dispermen Eier, welche sich simultan in 3 Blastomeren teilten. In diesen Fällen kommt es zur Ausbildung einer 3poligen Strahlung (da die Teilung eines Spermocentrums unterbleibt); es kann somit leicht zu einer Kombination



kommen, welche unter Berücksichtigung der vollen Gleichwertigkeit der beiden ♂ eine normale Entwicklung der Teilembryonen ermöglicht. Es ist auch in der Tat die Prozentzahl der normalen Plutei im Vergleich zu den Ergebnissen des Simultanvierers ein ganz auffallend hoher.

Dem Einwande, daß es nicht auf die Qualität der Chromosomen, sondern auf ihre geringe Zahl in den einzelnen Blastomeren bei Vierteilung ankommt, kann BOVERI in triftiger Weise entgegensetzen, daß schon die Befruchtung kernloser Eifragmente eine regelrechte Entwicklung mit halber Chromosomenzahl ermöglicht, was auch an den abnorm kleinen Kernen der betreffenden Larven zum Ausdruck kommt. (Fig. 229). Eine andere Widerlegung wird durch sog. partielle Doppelbefruchtung geliefert, bei welcher nur einer der ♂ mit ♀ sich vereinigt, der zweite ♂ isoliert bleibt, und trotzdem, wie S. 376 bereits geschildert, die Entwicklung vollständig normal aussehender Larven mit kleinkernigen, resp. kleinzelligen Körperbezirken ihren abnormen Entwicklungsgang verrät. Wenn man somit die Tatsachen der Reifung und Befruchtung, der Bastardierung kernloser Eistücke und schließlich die letztangeführten Beweisführungen BOVERI's überblickt, so scheint auf den ersten Blick die Annahme sehr gut fundiert zu sein, daß in denjenigen Fällen, wenigstens, wo eine Mosaikverteilung tatsächlich nachweisbar ist (wie z. B. Ctenophoren, Ilyanaßa, scheinbar auch Frosch), dieselbe sich auf die Kernbestandteile — die Chromosomen — bezieht, und den einzelnen Blastomeren ihre charakteristischen Eigenschaften, in diesen Fällen, ihre prospektiven Potenzen, durch ihre betreffenden Kerne aufgedrückt werden. Und doch läßt sich auch in diesen Fällen der Gedanke einer progressiven Mosaikzergliederung der Potenzen durch den Vorgang der Zell- und namentlich der Kernteilung kaum auf-

recht erhalten.[1]) Für das klassische Beispiel einer Mosaikverteilung — das Ctenophorenei, konnten DRIESCH und MORGAN schon vor längerer

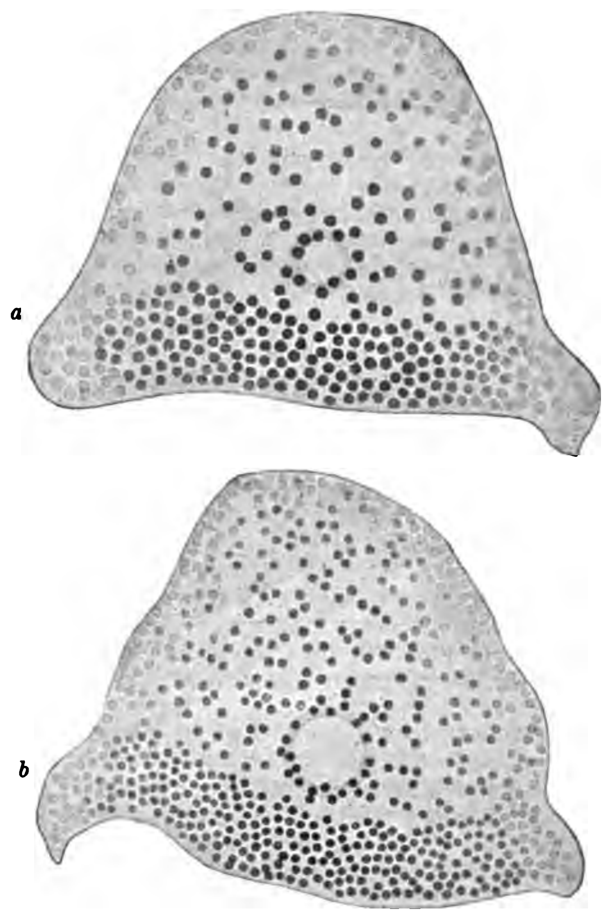


Fig. 229. Aus kernhaltigen (*a*) und kernlosen (*b*) Eibruckstücken durch Befruchtung entstandene normalkernige und kleinkernige Seeigellarven. (Nach BOVERI '904.)

[1]) Die Tragweite der Schlußfolgerungen über die Verteilung der Potenzen auf und durch die einzelnen Chromosomen, und namentlich über die Ungleichwertigkeit der Teile eines einzelnen Chromosoms, werden durch eine neuere wichtige Feststellung BOVERI's, unseres Erachtens nach, um ein bedeutendes eingeschränkt; es handelt sich um den Nachweis, daß der bestimmende Faktor für den Diminutionsvorgang der Chromatinschleifen in den somatischen Blastomeren der Ascaris, resp. dem Verbleiben der ersteren im Zustande der Urchromosomen, ausschließlich in der Plasmabeschaffenheit der betreffenden Blastomere gelegen ist; der strikte Nachweis wurde durch Untersuchung der doppelbefruchteten Ascariseier geliefert, welche sich simultan in 4 Zellen (infolge vierpoliger Mitosen) teilen. Im achtzelligen Stadium findet man zwei Keimbahnen. Schon die Lokalisation der Urchromosomen auf bestimmte Zellen läßt fast keinen Zweifel, daß das Schicksal der Chromosomen von der Zellsubstanz bestimmt wird, da bei der Regellosigkeit der Chromatinverteilung bei mehrpoligen Mitosen autonome Urchromosomen vereinzelt in verschiedenen Zellen vorkommen sollten.

Noch beweisender ist jedoch die Feststellung der Gesamturchromosomenzahl, welche in vielen Fällen, die im Falle autonomer Differenzierung derselben notwendige Zahl 6 übertraf, oder unter derselben blieb (8, 7, 5).

Zeit den Nachweis erbringen, daß eine Bruchstückentwicklung auch dann eintrat, wenn dem ungefurchten Ei Plasma entnommen wurde. Da in letzterem Falle das volle Kernmaterial vorhanden war, muß der Gang der Keimdifferenzierung als von entsprechenden Verteilungen der Potenzen innerhalb desselben unabhängig und nur dem Eiplasmabau folgend, erkannt werden. Die prospektiven Potenzen der einzelnen Eiplasmabezirke scheinen jedoch in diesen Fällen ganz feste, weder verrückbar noch erweiterungsfähig zu sein.

In ganz anderer Weise mußten dagegen die ursprünglichen, nach den merkwürdigen Ergebnissen der Roux'schen Anstichversuche allgemein akzeptierten Ansichten über die Mosaikarbeit beim Froschei modifiziert werden. O. Hertwig konnte bei Wiederholungen der Versuche nur unregelmäßig gestaltete Ganzbildungen mit größeren und kleineren Defekten gewinnen. Durch Umdrehung der intakten Eier in Zwangslage mit dem animalen Pol nach unten, konnte O. Schultze aus jeder der ersten Blastomeren einen vollständigen Embryo erhalten; durch vollständige Einschnürung und Trennung der beiden ersten Tritonblastomeren gelang es schließlich Herlitzka, aus den isolierten Teilhälften vollständige, entsprechend kleine Ganzlarven zu züchten. Von Endres wurden die ursprünglichen Ergebnisse von Roux allerdings bestätigt.



Fig. 230.

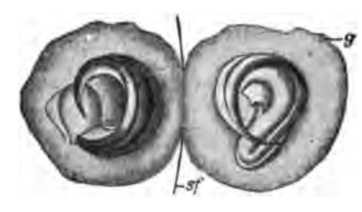


Fig. 231.

Fig. 230. Zwei Embryonen aus einem Froschei durch Drehung von 180° in Zwangslage auf dem Stadium der ersten Furche entstanden. (Nach O. Schultze '94 aus O. Hertwig '98.)

Fig. 231. Zwei Ganzembryonen aus einem durchschnürten Tritonenei. (Nach Herlitzka '96 aus O. Hertwig '98.)

Eine Klärung dieser widerspruchsvollen Verhältnisse wurde schließlich durch den wichtigen Versuch Morgan's erreicht: die überlebende Blastomere entwickelt sich nach dem Tod ihres Partners halb, falls sie in normaler Lage erhalten bleibt, die Schichtung der ungleich schweren Plasmamassen somit ungestört bleibt; wird jedoch nach dem Austich das Ei so umgedreht, daß die Substanzanordnung innerhalb der Blastomere eine dem „Ganztypus“ entsprechende wird, so werden von der einen Eihälfte Ganzbildungen geliefert.

Daß man nach diesen Ergebnissen jeden Gedanken an eine Furchungsmosaik und Verteilung der Potenzen durch die Kernteilung auch für dieses Objekt aufgeben muß, darf wohl nicht länger bezweifelt werden; vor allem muß aber, mit Driesch zusammen, der, für diese und ähnliche Fälle, wie für die Erscheinungen der Regeneration im allgemeinen, ins Feld geführten Hilfsannahme, entgegengetreten werden: sowohl Roux, wie Weissmann sehen sich gezwungen, jeder Furchungszelle, wie den meisten Zellen überhaupt, abgesehen von dem normaliter in Tätigkeit tretenden Idioplasma, ein Reserve-

idioplasma mitzugeben, welches im Notfall, unter abnormen Bedingungen ihrer Trägerin in Tätigkeit tritt und dieselbe zur Mehrleistung befähigen soll.

Abgesehen davon, daß diese Hilfsannahme, bei ihrer konsequenten Durchführung, dem Aufgeben des Hauptgedankens der Mosaikarbeit der Furchung gleichkommt, muß mit Driesch zusammen hervorgehoben werden, daß es sich in den Fällen, wie die oben angeführten Versuche von Herlitzka, O. Schultze, Hertwig, Morgan, nicht um eine Mehrleistung der gegebenen Blastomere, sondern vor allem um eine Andersleistung derselben handelt.

Der Möglichkeit einer Mosaikverteilung der Potenzen bei der Furchung müssen somit sehr enge Schranken gesetzt werden. Die prospektiven Potenzen der Blastomeren sind im allgemeinen sehr groß, in der normalen Ontogenese werden jedoch denselben durch eigene Faktoren weitgehende Einschränkungen aufgezwungen. Dieses „Andersgeschehenkönnen", das Regulationsvermögen der Eier ist, wie namentlich die neueren experimentellen Untersuchungen es uns beweisen, eins der kardinalsten Eigenschaften nicht nur der Eizelle, sondern jedes Lebewesens oder Lebensteiles im allgemeinen, obwohl das Maximum der in diesem Sinne möglichen Leistungen den Eiern und ihren unmittelbaren Abkömmlingen, den jungen Keimen zukommt. Die Bedeutung der Regulationen der werdenden und erwachsenen Organismen in ihrer vollen Bedeutung erkannt und klar gefaßt zu haben, ist das unbestreitbare, große Verdienst von H. Driesch: „Als Regulation werde bezeichnet jeder Vorgang, mittels dessen der Organismus dasselbe Ziel vollständig oder annähernd nach irgend einer ihm von außen zugefügten Veränderung erreicht, welches er ohne solche Veränderung oder Störung erreicht haben würde, oder mittels dessen er ein schon erreicht gewesenes, aber zerstörtes Ziel wieder erreicht." [1])

Die Fähigkeit des Regulationsvermögens der Ei- und Furchungszellen ist eine außerordentlich große, der gewöhnliche Geltungsbereich naturgemäß nur gering; es liegt darin ein eigentümlicher Gegensatz, dessen biologischer Sinn vorderhand kaum verständlich gemacht werden kann.

Die normale Entwicklung verläuft ja in der Tat, wie namentlich die mehrmals erwähnten „Cell-lineage" Untersuchungen ergaben, mit der Regelmäßigkeit einer aufgezogenen Uhr. Die Eizelle, resp. der junge Keim, ist auch in keiner Weise auf individuell variierende oder abgelöste Leistungen, etwa wie die frei lebenden Protozoen oder die späteren Keime angewiesen; es ist daher durchaus nicht einzusehen, wo normalerweise das gewissermaßen schlummernde Regulationsvermögen in der normalen Ontogenese Verwendung finden kann, zumal die Art der experimentellen, das Intätigkeittreten der Regulationen hervorrufenden Eingriffe, meistens durchaus unbiologischen Charakters ist.

---

[1]) In diesem Sinne sind alle Regenerationsvorgänge Regulationen. Driesch unterscheidet jedoch als „primäre Regulationen" alle solche Störungsausgleiche, welche mittelst Faktoren geschehen, die auch in der ungestörten Ontogenese eine Rolle spielen, als „sekundäre Regulationen" dagegen alle diejenigen, welche auf anderen Wegen, durch Verwendung anderer „Mittel", „Ursachen" und „Effekte" als sie in der ungestörten Ontogenese der betreffenden Spezies vorkommen, erzielt werden; die Regenerationen wären demnach sekundäre Regulationen.

In welcher Richtung eine Erklärung oder ein annäherndes Verständnis für diese merkwürdigen Eigenschaften angebahnt werden könnte, wird wohl nur die Zukunft lehren. Das bereits reichlich vorliegende tatsächliche Material muß jedoch in rein sachlicher, vorurteilsfreier Weise geschildert werden.

Es ist evident, daß das Auftreten einer Regulation ein atypisches Geschehen voraussetzt und daß letzteres als Antwortsreaktion auf äußere Einflüsse auftritt; es liegt in der Natur der Sache, daß eine eingehendere Analyse der Regulation in den meisten Fällen eine experimentelle, möglich elementare Einwirkung zur Voraussetzung hat.

In ähnlicher Weise, wie wir die Antwortsreaktionen der Protozoen einer Prüfung unterzogen, um aus ihrer Verknüpfung mit dem Normalgetriebe des Individuums, uns ein abgerundetes Bild der Gesamtheit seiner Lebensäußerungen zu schaffen, wollen wir auch die Beeinflußbarkeit zunächst der Eizelle, resp. ihres Geschehens prüfen und den Charakter der hier obwaltenden Regulationen nach Möglichkeit zu präzisieren.

Wenn wir in unserer Betrachtung von der Eizelle ausgehen, und ihre Reaktionsfähigkeit auf atypische Beeinflussungen prüfen, so sind vor allem zwei Seiten der letzteren gesondert zu betrachten: ein gegebener Reiz kann ein vollständig typisches Geschehen in der Eizelle auslösen; es kann aber auch andererseits die Eizelle, unter der Reizwirkung einer Summe verschiedener, heterogener Reize, eine Anzahl atypischer Entwicklungserscheinungen erzeugen. So weit ersteres zutrifft, und vorausgesetzt, das verschiedene Agentien das Gleiche zu erzeugen vermögen, treffen wir in der Eizelle eine Geschehensart an, welche ihrem Wesen nach mit der sog. „spezifischen Energie“ der Sinnesorgane resp. ihrer Elemente nahe verwandt sein dürfte; es wäre in diesen Fällen ein fester Komplex spezieller Eigenschaften der betreffenden Zellen anzunehmen, welcher sich in der Regel in bestimmten Struktureigentümlichkeiten, wie z. B. in der Mehrzahl der Sinneszellen, der Muskelzellen usw. der Fall ist, äußert.

Der einzige theoretisch denkbare und tatsächlich verwirklichte Fall dieser Kategorie, ist die Möglichkeit der Entwicklung auf parthenogenetischem Wege von Eiarten, welche normalerweise einer Befruchtung durch das Sperma bedürfen. Sollte diese außergewöhnliche Entwicklung bis in die kleinsten Einzelheiten mit der normalen identisch verlaufen, so hätten wir einen typischen Fall eines reflexartigen Ablaufes der Entwicklung zu verzeichnen. Sind dagegen Abweichungen in einzelnen Entwicklungsprozessen oder gar in den Enderzeugnissen zu verzeichnen, so haben wir es mit einem atypischen Geschehen zu tun, deren Gesetzlichkeiten für sich untersucht werden müssen.

Die *parthenogentische Entwicklung der Seeigeleier*, welche in ziemlich eingehender Weise bereits im III. Teil berührt wurde, *kann nun in keinem Falle als ein vollständig typisches Ablaufen der Entwicklung aufgefaßt werden*; sowohl unter der Voraussetzung der Persistenz des Ovocentrums (Boveri) als einer Neubildung des Centrosomas (wie dieselbe durch Wilson und Wassileff wohl in befriedigender Weise dargetan wurde) kommen neue Momente für die Entwicklung hinzu; es kommt

aber außerdem ein letzter Umstand von ganz ausschlaggebender Wichtigkeit in Betracht; der normale Befruchtungsvorgang muß etwas mehr als einen bloßen Reiz bedeuten, da mit ihm zusammen der väterliche Kern resp. Chromatin, der sich entwickelnden Eizelle einverleibt wird, welcher unter allen Umständen am Aufbau der Zellen des wachsenden Kernes mitbeteiligt ist. Die, zur Erzeugung der parthenogenetischen Entwicklung dienenden Faktoren können dagegen nicht anders, als im Sinne reiner Reizmittel aufgefaßt werden.

Wenn wir von diesen Abweichungen in dem Ausgangspunkte der parthenogenetischen Entwicklung ausgehen und den hohen Prozentsatz der aus derselben resultierenden, normal beschaffenen Plutei berücksichtigen, so dürfte die Vermutung nahe liegen, daß die kardinalen Entwicklungsprozesse, welche nicht unmittelbar von den Verschiedenheiten des Centrosomas, der Chromosomenzahl usw. berührt werden, in schematischer, normaler Weise ablaufen. Die nähere Untersuchung der künstlichen Parthenogenese in cytologischer Hinsicht ergibt jedoch ganz unerwartete Resultate.

Es wurde bereits im III. Teil der interessanten Ergebnisse Wassilieff's Erwähnung getan. Es ergab sich bei vergleichender Anwendung verschiedener Salze und Alkaloide, daß die Centrosomenausbildung nach ganz verschiedenen Typen verläuft und sehr verschiedene Entwicklungshöhen erreicht. So verläuft z. B. die Mitose der „Nicotineier“ ohne ein mit einem echten Centrosoma vergleichbares Gebilde; in $MgCl_2$ kommen auf atypischem Wege (vgl. auch Wilson) Gebilde zustande, welche typischen Centrosomen gleichgestellt werden können. Es kann somit als feststehend betrachtet werden, daß schon die erste Antwortsreaktion des Eies, der Vorgang der Neubildung des Centrosomas (resp. wenn man Boveri's Standpunkt vertritt, das Herausdifferenzieren des Ovocentrums) nicht nach einem fest geregelten Schema abläuft, sondern aus uns völlig unbekannten Gründen verschiedene Typen aufweist. Ein Verständnis und theoretische Verwertung dieser merkwürdigen Erscheinung kann uns nur im Zusammenhang mit anderen, unten anzuführenden Tatsachen aufgehen.

Die Untersuchungen von J. Loeb und Morgan und namentlich die sorgfältige Nachprüfung E. B. Wilson's ergaben aber auch ganz ungeahnte Variationen im Entwicklungsvorgange der Eier schon bei Anwendung des gleichen Reizfaktors — des $MgCl_2$. „Die Eier von Arbacia und Toxopneustes zeigen“ — nach Wilson — „eine proteusartige Variabilität in ihrer Antwort auf den Reizstimulus auch in den Fällen, wo sie dem gleichen Weibchen entstammen und in der gleichen Magnesiumlösung dicht beieinander liegen. Eier, welche sich lebhaft furchen und schwimmende Larven erzeugen, zeigen weitgehende Differenzen sowohl in ihren inneren Umwandlungen, wie in dem daraus resultierenden Furchungstypus. Abgesehen davon, ist unter den Eiern stets eine sehr große Zahl und Mannigfaltigkeit asymmetrischer Mitosen und anderer pathologischer Vorgänge zu verzeichnen, welche zur Erzeugung von Monstruositäten führen. Es kommen aber namentlich unzählige Abstufungen der mitotischen Vorgänge zustande: bald verbleibt die achromatische Figur auf dem Stadium eines Monasters, welcher sich in einen Amphiaster umwandelt; in vielen Fällen kommt es wieder zur Ausbildung eines vollständigen Amphiasters, das ganze Chromatin begibt sich zu einem

Pole, was die Rekonstruktion eines einzelnen Kernes zur Folge hat. Auch in den Fällen, wo zwei Kerne aus der Mitose hervorgehen, unterbleibt zuweilen ihre vollständige Rekonstruktion, und es kommt nur zur Ausbildung einzelner bläschenförmiger Gebilde. Als häufiges Vorkommnis muß schließlich eine vollständige Kernteilung ohne nachfolgende Zellteilung verzeichnet werden.“

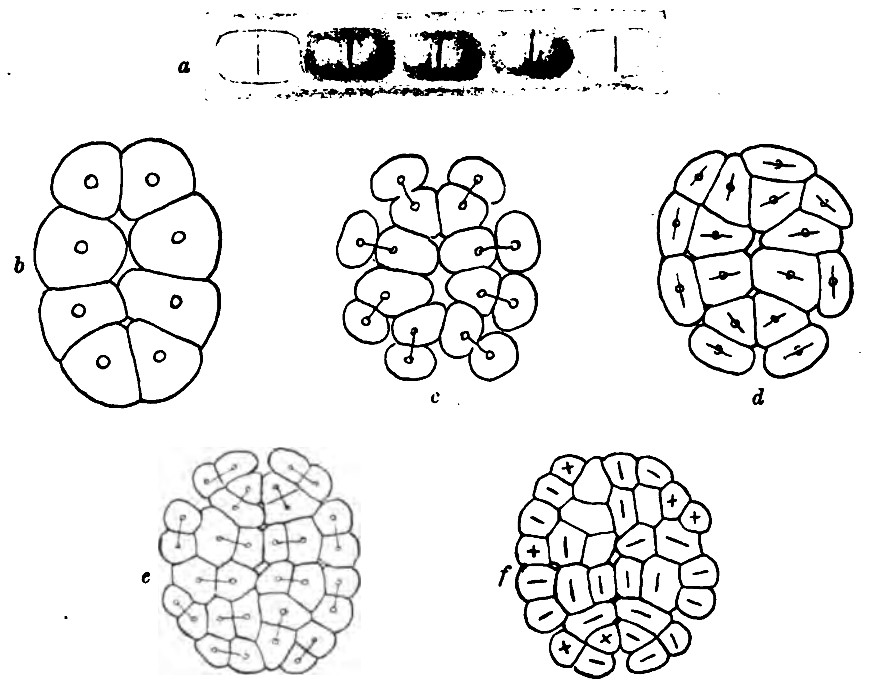


Fig. 232. Beispiele der Beeinflussung der Richtung der Furchungsebene durch Zug und Druck (HERTWIG'sche Regel).
a Stark gedehnte Laichschnur der Kröte — parallele Einstellung der ersten Furche. *b—f* Furchung des Seeigeleies unter Pressung: sämtliche Furchungsebenen senkrecht zur Druckrichtung (*b—f* nach ZIEGLER '94).

Abgesehen von chemischen Reizen läßt sich die Eizelle als Ganzes kaum in wesentlicher Weise von ihrem normalen Entwicklungsverlaufe ablenken. Keiner der bis jetzt ausgeübten mechanischen, thermischen und andere Eingriffe vermag an unbefruchteten Eiern eine eigentlich vitale Reaktion zu erzeugen. Die Beeinflußbarkeit des Entwicklungsganges des befruchteten Eies äußert sich höchstens in quantitativen Modifikationen der normalen Typen, welche allerdings zuweilen von bedeutendem Interesse sein können. Es kommen in erster Linie mechanische Deformationen der Eizellen in Betracht, welche eine ziemlich weitgehende Bestätigung der sog. HERTWIG'schen Regel mit sich bringen. O. HERTWIG versuchte ('84) den allgemeinen Satz aufzustellen, daß die Längsachse der mitotischen Figur sich stets in der Hauptausdehnung des Protoplasmas einstellt, daß somit die Plasmamasse stets quer zu ihrem größten Durchmesser halbiert wird. Obwohl die allgemeine Durchführung dieser Regel weder möglich noch zutreffend ist, bietet uns dieselbe in der An-

wendung auf den wichtigen Vorgang der ersten Furchung in der Tat unzweideutige Resultate. Werden Frosch- oder Kröteneier durch Zug cylindrisch gedehnt, so stellen sich die ersten Furchen ausnahmslos quer zur Längsachse, was in besonders eleganter Weise durch Versuche an Kröteneiern nachweisbar ist (Fig. 232*a*). Aehnliche Ergebnisse konnte H. E. Ziegler bei seinen Versuchen an Echinideneiern erzielen (Fig. 232*b*—*f*).

Die freie Verschiebbarkeit und gesetzmäßige Orientierung der ersten Spindel kommt in besonders auffallender Weise in manchen tierischen und pflanzlichen Eizellen zur Beobachtung. An kleinen Nematodeneiern konnte Ziegler ein mehrmals wiederkehrendes Hin- und Herpendeln der Furchungsspindel vor ihrer definitiven Einstellung beobachten; am merkwürdigsten sind jedoch die Beziehungen der Teilung der Sporenzellen der Farne zur Richtung des einfallenden Lichtes (Strahl). Die Längsachse der Spindel stellt sich stets in die Richtung des Lichtstrahles; durch wechselnde einseitige Belichtung kann das Eintreten der Teilung vollständig gehemmt werden.

Die Betrachtung der Atypien der ersten Furchungsschritte des Eies macht uns somit mit einer ziemlich unerwarteten und bedeutsamen Tatsache bekannt, indem in dem Vorgängekomplex der einfachen Kern- und Zellteilung, ein unabänderlich bestimmter, fester Mechanismus keinesfalls erblickt werden kann, vielmehr der aus der normalen Furchung sich ergebende Teilungstypus nur eine der vorliegenden, in der Eibeschaffenheit begründeten Möglichkeiten darstellt. Die im Obigen kurz skizzierten Variationen sind dabei nicht etwa derart, daß sie durch quantitative Abweichungen aus dem ursprünglichen Typus entstanden gedacht werden könnten; es ergibt sich vielmehr aus den bereits bekannten Tatsachen, daß die anscheinend fest gefügten Hauptglieder der Geschehenskette der Mitose, wie die Vorgänge an den Centrosomen, die Entstehung der achromatischen Figur usw. in ihrer gegenseitigen Abhängigkeit gelockert und einzeln beeinflußt werden können. Die Vorgänge an den chromatischen Bestandteilen des Eikernes scheinen allerdings, wie bereits im Teil III auseinandergesetzt wurde, weniger regulierbar und beeinflußbar, wenigstens ihrer typischen Zahl nach zu beurteilen, zu sein.

Es ergibt sich somit der eigentliche Teilungsvorgang des Eies als eine Resultante mehrerer einander koordinierter Faktoren. Ihre funktionale Verknüpfungsweise läßt einen bedeutenden Spielraum Einzelvariationen frei und hat bis jetzt ihren adäquaten Ausdruck in einer präzisen Formel noch nicht gefunden.

Die Regulationen des Eies resp. der Blastomeren im Laufe der weiteren Entwicklung sind wesentlich anderer, mannigfacher und komplexer Natur.

Als Ausgangspunkt aller weiteren Untersuchungen sind die bekannten Experimente von Driesch am Echinidenei zu betrachten. Werden durch Schütteln (oder neuerdings durch Aufenthalt in Cafreiem Wasser — Herbst) die einzelnen Blastomeren des Echinidenkeimes voneinander isoliert, so verläuft die Furchung innerhalb einer jeden Blastomere so, als wenn sie noch im Verbande mit den anderen wäre; es finden somit für diese Vorgänge die Vorstellungen Roux's über die Mosaikarbeit ihre Bestätigung. Auch beliebige Bruchstücke

des ungefurchten Eies, vor oder nach der Befruchtung isoliert, furchen sich meistens in Bruchstücken des Furchungsbildes. Es entsteht somit als Produkt der Furchung eine als offene flache Schale aussehende Halb- resp. Teilblastula (Fig. 233). Bis in dieses Entwicklungsstadium herrscht somit eine vollständige Uebereinstimmung zwischen den Echinodermeiern und den uns bereits bekannten Beispielen von Ctenophoren, Ilianaßa usw.

Es treten aber von nun an regulatorische Vorgänge auf, welche sich zunächst darin äußern, daß durch Verschiebung die einzelnen Blastomeren aneinandergleiten, die offenen Schalen sich zu kleinen vollständigen Blastulae umgestalten, die von nun an sich wie kleine Ganzbildungen weiter entwickeln, resp. kleine Gastrulae und schließlich, normal aussehende, entsprechend kleine Plutei liefern.

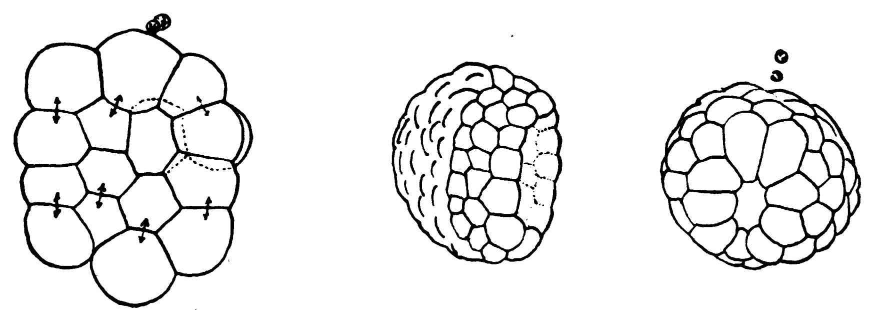


Fig. 233. Umgestaltung einer schalenförmigen Halbblastula des Cerebratulus zu einer geschlossenen Ganzblastula. (Nach WILSON '904.)

Halb- und Viertelblastomeren können sich bis zum Pluteus entwickeln. Die $^1/_8$-, $^1/_{16}$- und sogar $^1/_{32}$-Blastomeren vermögen unter Umständen noch fertige Gastrulae mit Mesenchym und Darmgliederung zu erzeugen. Je kleiner der Keimwert der Objekte, um desto langsamer verläuft die Entwicklung.

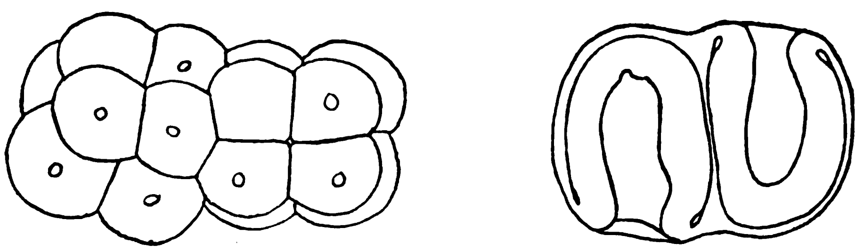


Fig. 234. Zwillingsbildung durch unvollständige Trennung der ersten zwei Blastomeren des Amphioxus. (Nach WILSON '93.)

Die Entdeckung der Ganzentwicklung der Eiteile ist eigentlich älteren Datums, da schon im Jahre '82 CHABRY analoge Vorgänge am Ascidienei beobachtete, jedoch die Ganzlarven für kleine unvollständige Teilbildungen (demi-individus) hielt. Es gehören hierher auch die früheren Versuche von BOVERI, welcher kernlose Eifragmente von Echiniden durch Befruchtung zur normalen Pluteusbildung veranlaßte (Fig. 235). Die wichtige prinzipielle Bedeutung der aufgefundenen Tatsache wurde aber erst von DRIESCH erkannt.

Es folgten nun analoge und identische Nachweise für andere Eispecies, wobei die schönen Untersuchungen von WILSON besonders klare Resultate ergaben. Die isolierten Amphioxusblastomeren verhielten sich schon in ihrem Furchungstypus wie Ganzembryonen; unvollständig getrennte Blastomeren lieferten zwillingsartige Gebilde. Auch Teleostier (MORGAN) und Medusen (ZOJA) lieferten ganz entsprechende Resultate.

Ganzentwicklung einzelner Keimteile können übrigens, wie DRIESCH zeigen konnte, auch noch auf dem Stadium der Blastula, durch Abschnürung eines Teiles der Blase, ausgelöst werden.

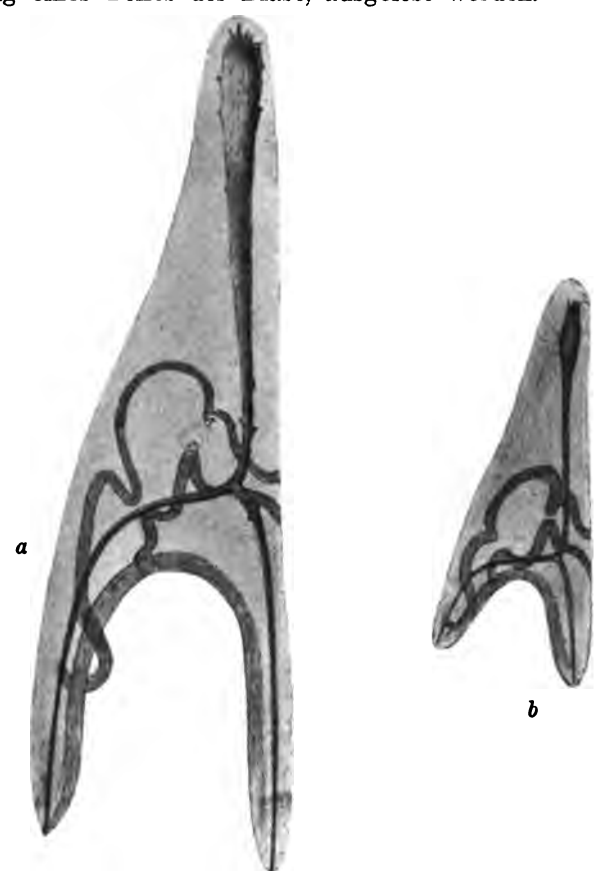


Fig. 235. *a* Normaler Pluteus von Echinus nucrotuberculatus. *b* Zwerglarve entstanden aus einem kernlosen Eifragment des Sphaerechinus granularis, befruchtet durch das Sperma des Echinus. (Nach BOVERI '95.)

Die Ganzbildung isolierter Blastomeren resp. Eibruchstücke bildet einen speziellen Fall einer viel weiter greifenden Regulationsfähigkeit der Eizelle, indem auch ein, den geschilderten entgegengesetzter Eingriff zu einer vollständigen Regulation, zu einer normalen Einheitsbildung führen kann. Es kann in der Tat eine vollständige Verschmelzung der Individualität durch Zusammenbringen zweier oder mehrerer Eizellen resp. junger Keime erzielt werden.

Es gehören in gewisser Hinsicht hierher die bereits mehrfach geschilderten Verschmelzungen der Ascarisovocyten und Bildung von Riesenindividuen, wie sie von zur Strassen geschildert werden. Es zeigte sich jedoch dabei, daß nur einheitlich befruchtete, durch Verschmelzung mehrerer Individuen entstandene Rieseneier einheitliche Riesenembryonen lieferten. Verschmelzungsprodukte, die sowohl

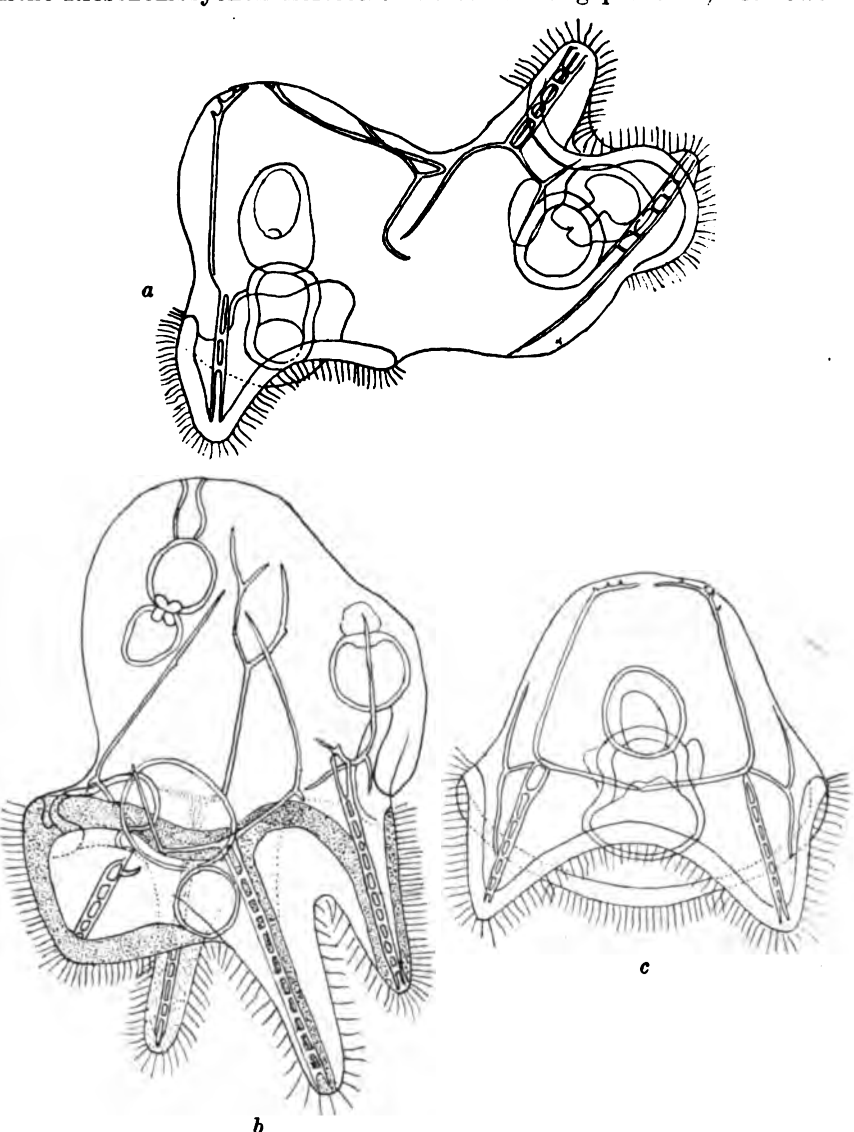


Fig. 236. Drei verschiedene Verschmelzungsstufen zweier, resp. dreier (*b*) Individuen von Echinus nucrotuberculatus.

a Partielle Verschmelzung.
b Drei deskrete Därme.
c Vollständig einheitliches Individunm.
(Nach Driesch '901.)

zwei weibliche, als zwei männliche Vorkerne enthielten, entwickelten sich dagegen stets wie Zwillinge. Es liegt somit hier, wie DRIESCH mit Recht hervorhebt, der Fall noch nicht vor, daß zwei Keime, welche beide sämtliche die vollen Bedingungen zur Individualität in sich tragen, zu einem einheitlichen Individium auswachsen.

Eine einwandsfreie Erfüllung dieses Postulates ist nun DRIESCH am Echinidenkeim gelungen. Die Verschmelzung einzelner Eier führt durchaus nicht in allen Fällen zur wirklichen Verschmelzung der Individualitäten, indem alle Kombinationen mehr oder weniger loser Zwillinge dabei entstehen können; immerhin betrug in DRIESCH's Versuchen die Zahl der Einheitsbildungen etwa 30 Proz. Die Differenz im Verhalten der Verschmelzungsprodukte scheint auf die Verschiedenheit des Zeitpunktes des Verschmelzens einzelner Komponenten zurückführbar zu sein, indem die Gastrulae noch vor der ersten Anlage des Mesenchyms stehen müssen, um eine rechtzeitige Regulation zum neuen Ganzen bewerkstelligen zu können.

Das Regulationsvermögen der Blastomeren tritt aber auch unter anderen Umständen zutage, wie wiederum durch DRIESCH's Versuche am Echinidenkeim und HERTWIG's analoge Erfahrungen an den Amphibieneiern ermittelt wurde. Durch Zusammenpressen des sich furchenden Keimes kann man sowohl die bereits gebildeten Blastomeren verlagern, als auch die Richtung resp. die Ebenen der sich anlegenden neuen Furchen völlig umgestalten, indem sich hier die HERTWIG'sche Regel im allgemeinen bewährt. Es entstehen trotz dieser ganz abnormen gegenseitigen Lagerung der Blastomeren normale Ganzbildungen, was selbstverständlich der Feststellung gleichkommt, daß den einzelnen Blastomeren neue Leistungen aufgezwungen werden.

Die neueren Kontrollversuche DRIESCH's haben allerdings die Ergebnisse der ersten Versuche um manches modifiziert, indem in sehr vielen Fällen bei stärkster Verlagerung der Blastomeren Einheitsbildungen nur dadurch resultieren, daß die Mikromeren durch nachträgliche Zellverschiebungen oder durch Ausschalten und Abstoßung der dazwischenliegenden wieder zusammenkommen. Bleibt die Verlagerung der Mikromeren definitiv, so entstehen stets partielle Doppelbildungen. Die durchgreifendsten Verlagerungen der Zellen des animalen Poles können dagegen, ohne die Einheitsentwicklung zu hindern, in ihrer ursprünglichen Ausbildung, ohne jede nachträgliche Annäherung, bestehen bleiben.

Wenn wir uns auf die wenigen, oben angeführten Beispiele der Mosaikverteilung der Potenzen im Ei resp. im Keime einerseits und des Regulationsvermögens derselben andererseits, beschränken, so muß aus der objektiven Verwertung dieser heterogenen Tatsachen eine einheitliche Vorstellung über die Grundzüge der Beschaffenheit der Eizelle und der ersten Entwicklungsschritte derselben resultieren.

Wenn irgendwo aprioristische Schlüsse gestattet sind, so jedenfalls in diesem Falle die sichere Erwartung, daß die verschiedenen, uns bekannt gewordenen Entwicklungstypen nur als Abstufungen von prinzipiell gleichen Entwicklungsfaktoren oder Gründen sein könnten. Wenn wir somit die Reihe Ctenophorenei, Seeigelei, Amphioxusei als Representanten verschiedener Typen zusammenstellen und einerseits die Fixiertheit der prospektiven Potenzen in den einzelnen

Blastomeren der ersteren und Fehlen einer Regulation, das weitgehende, aber durchaus nicht unbeschränkte Regulationsvermögen zum Ganzen (s. u.) des Seeigeleies, andererseits die Omnipotenz der Blastomeren des Amphioxus erwägen, so kann es sich ja nur um ein Mehr oder Weniger von bestimmten Grundeigenschaften in der Beschaffenheit der Eizelle handeln.

Die Betrachtung über die Natur der Eiorganisation wird in zweckmäßiger Weise von dem extremstem Typus eines anscheinend völlig äquipotentiellen Eies ausgehen müssen; als äquipotentiell wollen wir, mit Driesch, ein Ei oder ein Furchungsstadium nennen, in welchem die prospektive Potenz aller Konstituenten die gleiche ist, wo mit a. W. die Eiteile, resp. die Furchungszellen, welche im normalen Verband zu differenter Ausbildung führen, sich selbst überlassen, ein harmonisches Ganzes liefern können, oder in abnorme Lagebeziehungen zu anderen Elementen desselben Verbandes gebracht, seine prospektive Bedeutung ebenfalls in durchgreifender Weise ändern. „In einem äquipotentiellen System kann somit" nach Driesch's Ausdruck, „jedes alles, oder jedes jedes leisten." Daß es aber trotz dieser Omnipotenz und Gleichartigkeit trotzdem zu differenter Entwicklung kommt, ist ein spezielles Problem, für dessen Zustandekommen natürlich die Eigenschaften des Eies verantwortlich gemacht werden müssen. Die gesuchte, und vielleicht in einigen Teilen bereits mögliche Charakteristik der Eibeschaffenheit wird aber vorderhand reich an hauptsächlich negativen Merkmalen sein müssen, da wir in den verschiedenen Eigenschaften des äquipotentiellen Systems lauter Momente zu erblicken haben, welche einem festgefügten Aufbau der Eigenschaften der Eizelle oder weitgehenden Gliederung derselben entschieden im Wege stehen.

Es entsteht jedoch vor allem die Frage, ob wir tatsächlich völlig äquipotentielle Systeme kennen, oder ob nicht vielmehr auch in den Beispielen mit sehr weitgehenden Regulationsvermögen, eine gewisse Inäquipotenz nachweisbar ist?

Das Echinidenei scheint nach den neueren übereinstimmenden Untersuchungen von Boveri und Driesch, nicht völlig äquipotentiell zu sein, da die vegetativsten Blastomeren zu viel geringeren Leistungen im isolierten Zustande, als die animalen befähigt zu sein scheinen. Wenn somit eine gewisse Heteropolie in diesem Falle angenommen werden muß, so scheint trotzdem in den zur Achse senkrechten Ebenen eine völlige Aequipotentialität zu bestehen. In Bezug auf das öfters zitierte Amphioxusei (Wilson) und Medusenei, sowie nach den neueren Untersuchungen Wilson's auch das Nemertinenei (Fig. 233), scheint bis jetzt keine Einschränkung ihrer Aequipotentialität vorzuliegen.

Möge aber das Ei absolut äquipotentiell oder mit bestimmten Beschränkungen derselben versehen sein, immerhin involviert die, wenn auch beschränkte Fähigkeit zur partiellen Ganzbildung, oder allgemeiner, die Erweiterung der Potenzen unter abnormen Bedingungen, gewisse bindende Vorstellungen über die mögliche Eiorganisation (Driesch): „Die Eiorganisation muß einfach sein; eine komplizierte Organisation, deren Teile man beliebig durcheinanderwürfeln oder verlagern kann und die doch das Ganze wiederherstellt, ist undenkbar. Man wird somit dem Eiplasma eine durchgängige polar-bilaterale Orientierung seiner Teilchen zuschreiben, die in jedem Abschnitt desselben gleicher-

maßen vorhanden ist und bei Störungen durch Umlagerungen oder Entnahme sich durch in ihr selbst gelegene Faktoren wieder herstellt."

Die Einwände, welche von Boveri auf Grund der Schichtung des Strongylocentrotuseies gegen diese Annahme eines bloßen Gerichtetseins des Eiplasmas geltend gemacht werden, treffen, wie Driesch in überzeugender Weise dartut, den Kernpunkt seiner Vorstellungen nicht. In der Tat zeigen die Eibruchstücke, welche alle diese Schichten besitzen, bald eine Teil-, bald eine Ganzfurchung; damit letzteres geschieht, muß auch nach Boveri's Vorstellung die normale Schichtung ringsherum (um die Achse) hergestellt werden, was natürlich im Grunde genommen der von Driesch postulierten Regulation von etwas „ringsum" Gehenden gleichkommt. Die Versuche von Boveri zeigen vielmehr, wie er selbst zugibt, daß nicht ein „absoluter", d. h. an eine bestimmte Substanz oder Eischicht gebundener Pol als ortsbestimmend für die erste Organbildung (Mesenchym) des Teilkeimes angenommen werden kann, sondern daß nur der jeweilen „vegetativste" Punkt im Bruchstücke lokalisierend wirkt und nur gegen die rein animale Hälfte des Keimes diese Fähigkeit völlig erlischt. Eine weitergehendere Lokalisierung, als das von Driesch angenommene allgemeine Gerichtetsein, kann somit für ein Regulationsei, wie es das Echinidenei eins ist, nicht angenommen werden, was natürlich keinen direkten Rückschluß auf den Charakter des Geschehens eines „Mosaikeies", wie es z. B. das Ctenophorenei ist, gestattet (vgl. auch Fischel).

Das Bestehen von „äquipotentiellen" Systemen, d. h. Komplexen von Elementen, welche trotz ihrer impliciten Omnipotenz explicite nur beschränkte prospektive Leistungen entwickeln, involviert, wie es zuerst wohl Driesch erkannt und vorläufig fast ohne Anhänger systematisch durchführt, ein spezifisches, kardinales Problem der Ontogenese — das sog. Lokalisationsproblem der morphogenetischen Vorgänge. Wo liegt für ein derartiges System Veranlassung oder Grund zur differentiellen Entwicklung, da doch dieselbe eigentlich statt auf Entfaltung der vorhandenen Potenzen, eher in einer Hemmung oder Beschränkung derselben und zwar für jedes einzelne äquipotentielle Element, in anderem Sinne beruht? Es ist für die Betrachtung von ausschlaggebender Bedeutung, daß die für uns in Frage stehenden Systeme in ihren Leistungen eigenartige Beziehungen aufweisen: „jede einzelne Leistung geschieht überhaupt nur einmal und jede einzelne steht zu allen anderen in einem ganz bestimmten relativem Lageverhältnis, woraus die typische Proportionalität der fertigen Form resultiert." Wir müssen somit mit Driesch die Systeme, welche wie die vollständig regulierbaren Eier, Blastulae usw. stets ein harmonisches, typisches Ganzes bilden — als „harmonisch-äquipotentielle Systeme" anderen gegenüberstellen, welche, wie z. B. die Regenerationsflächen eines Weidensprosses als „determiniert-äquipotentielle Systeme" unterschieden werden können. Die Bildung eines proportionellen Ganzen ist zumal nicht bei jeder organischen Ontogenese nachweisbar, wie man z. B. an der Konfiguration eines Baumes usw. ersehen kann.

Wir hatten schon in der Einleitung zu diesem Kapitel hervorgehoben, daß wir das progressive (und mit demselben zusammenhängend — zuweilen das regressive) Geschehen der Ontogenese mit den Regulationsvorgängen in den fertigen Organismen, als eng zusammengehörend, auf ihre gemeinsamen Prinzipien prüfen müssen.

Es hat sich nun in der Tat erwiesen, daß die harmonisch-äquipotentiellen Systeme, welche uns vielfach in der frühen Ontogenese entgegentraten, in reicher und ungeahnter Ausbildung auch in fertigen niederen Organismen vorkommen, und daß auch für dieselben das gleiche Lokalisationsproblem, vielleicht in noch exquisiterer Form besteht.

Auch hier sind die Untersuchungen von DRIESCH und MORGAN als grundlegend anzusehen — es schließen sich denselben eine Reihe interessanter Befunde von RAND, PEEBLES, GODLEWSKI u. m. A. an. Der Wert dieser kardinalen Vorgänge für unsere speziellen Aufgaben ist allerdings vorläufig dadurch eingeschränkt, daß wir fast nichts über die Rolle der einzelnen Zellen resp. ihre Geschehensweise bei diesen primären Regulationen direkt wissen und die Hauptprinzipien eher abgeleitet als beobachtet werden müssen. Einige allgemeine Aussagen, welche sich aus dem Studium des Verhaltens der harmonisch-äquipotentiellen Systeme in erwachsenen Organismen machen lassen, können jedoch auch speziell auf das celluläre Geschehen angewandt werden.

Was man unter einem harmonisch-äquipotentiellen System im erwachsenen Organismus zu verstehen hat, wird am besten an einigen von DRIESCH gefundenen Beispielen verständlich. Trennt man ein beliebiges Stück vom Stolo einer Ascidie (Clavellina lepadiformis) ab, so gestalten sich die Vorgänge an demselben folgendermaßen: am dritten Tage nach der Operation tritt eine starke Schrumpfung der lebenden Masse des Stolo sowohl der Länge als der Breite nach ein; die ersten Anzeichen einer beginnenden Differenzierung treten stets am proximalen Ende des Stolo auf, wodurch eine, nicht umkehrbare Polarität sich kundgibt; nach einem Hellerwerden des proximalen Endes des Stolo tritt ein kleiner, weißer Kreis — die Anlage der Aus- und Einströmungsöffnung auf, es tritt dann die charakteristische Zeichnung des Kiemenkorbes und schließlich Darmschlinge, kurz alle Organe, wodurch die Entstehung einer proportionell kleinen wohlgeformten Ascidie vollendet ist.

Da die Wahl der Größe des Stückes und der Stelle aus dem Stolostamm eine rein willkürliche d. h. ins Unendliche variable ist, so ist evident, daß die prospektiven Potenzen jedes Bauelementes des Stolo denjenigen eines anderen gleichen — somit äquipotentiell sind — daß „Jedes kann Jedes"; aber da gleichzeitig die Vorgänge in jedem gegebenen Elemente in Harmonie zu denjenigen der anderen stehen, so ist es auch gleichzeitig ein harmonisches System.

Wie durchgreifend verschieden die hier sich abspielenden Vorgänge von beliebig kompliziert zu denkenden Regenerationserscheinungen sind, liegt auf der Hand. Wenn es sich um eine Regeneration von einer beliebig gesetzten Wundfläche handelt, so sind es ja ihrem Wesen nach in ihren Leistungen beschränkte Vorgänge, da stets das Fehlende ersetzt wird — und das Fehlende, das der Wundfläche unmittelbar anliegende ist. *Es sind somit die Regenerationssysteme stets determiniert und inäquipotentiell, wenn auch in vielen Fällen harmonisch.* Es ist aber außerdem ein Regenerationsvorgang stets nur eine Mehrleistung des gegebenen regenerationsfähigen Elementes, welches dabei selbst bestehen bleibt. Bei den, uns an dem Beispiele der Clavellina vorliegenden Umgestaltungen ist für ein gegebenes Element jedesmal nicht nur eine Andersleistung,

sondern ein völliges Aufgehen desselben in diese Leistung, Voraussetzung. Es ist evident, daß bei jeder Regeneration die Lokalisation des Neuentstehenden schon durch die Beschaffenheit des Ausgangspunktes gegeben ist, daß sie jedoch in den Restitutionsvorgängen wie der citierte, ein Problem sui generis ist.

Dem angeführten Beispiele des Clavellinastolo reihen sich mehrere andere Fälle harmonisch äquipotentieller Systeme an, wie z. B. das Ektoderm und das Entoderm der Echiniden- und Asteridenlarven, der Stamm der Tubularia u. v. a. Typisch für diese Beispiele ist ihr Charakter der rein primären Regulationsfähigkeit, indem ohne irgendwelche komplizierende Nebenprozesse, progressive Differenzierungsvorgänge auftreten, welche mit den normalen Prozessen zusammenfallen.

Das erste Beispiel einer echten Regulation wurde allerdings an höher gestalteten Organismen, verschiedenen Planarien, hier mit anderen, komplizierenden Prozessen, von Morgan aufgedeckt. Schneidet man eine Planarie in eine beliebige Anzahl querer Stücke durch, so treten statt der erwarteten Regenerationen an den Wundflächen, vollständige Ummodelungen der Teilstücke zu proportional gestalteten kleinen Individuen, aus deren Dimensionen ersichtlich ist, daß die proportional kleinen Organe aus den im Bruchstücke vorgelegenen Teilstücken nur durch vollständige Ummodelung und gewissermaßen Einschmelzung der differenzierten Strukturen entstehen konnten. Es verlaufen auch in der Tat diese Vorgänge, soweit sie bis jetzt histologisch untersucht wurden, ohne jede Zellvermehrung, dagegen unter ausgiebigen Einschmelzungen der vorhandenen Organe.

Analoge, viel weitgehendere Umgestaltungen konnte Driesch an den Kiemenkörben der Clavellina nachweisen, wo ebenfalls erst durch weitgehende regressive Vorgänge — Zerstörung der vorliegenden Strukturen — innerhalb derselben eine harmonische Aequipotentialität geschaffen wird, welche hier somit einen sekundär-regulatorischen Charakter trägt.

Die feineren cellulären Vorgänge, durch welche Regulationen innerhalb der nicht embryonalen äquipotentiellen Systeme zustande gebracht wurden, sind bis jetzt noch sehr wenig erforscht. Durch die interessanten Untersuchungen von Godlewski und Godlewski und Gast sind wir in genauer Weise über Regulationen bei Hydroidpolypen informiert.

Nimmt man einen größeren Stamm mit hydrantenbesetzten Seitenästen und schneidet sämtliche Hydranten ab, so laufen an dem Stamm eigentümliche Reparationsprozesse ab: 1) Regeneration der abgeschnittenen Hydranten (Fig. a, b, c) mit kurzer Existenzdauer derselben; 2) Degeneration der neugebildeten Hydranten; gleichzeitig mit letzterer und mit Wegschaffung der Degenerationsprodukte centralwärts, findet auch eine ausgiebige Verlagerung des Cönosarkes statt, welches die peripheren Enden der Endäste verläßt; 3) es findet nun ein Abtrennen und Abwerfen der leeren Perisarkröhrchen statt und 4) Bildung und Wachstum der neuen Sprossen mit sekundären Seitenästchen. Das nähere Verfolgen der sich abspielenden Vorgänge führt zu ganz eigentümlichen Ergebnissen. Die Hydrantenentwicklung ist als Transformationsprozeß aufzufassen, wobei die hierher verlagerten Cönosarkzellen direkt zu Bestandteilen der sich bildenden Hydranten werden. Als echte Regulation muß das Zurückziehen

des Cönosarkes aufgefaßt werden, da dadurch das für spätere Neubildungen an anderer Stelle bestimmte Material an die richtige Stelle kommt. Auch das spontane Abtrennen der leeren Perisarkröhrchen ist eine Regulationserscheinung, welche für weitere Regenerationstätigkeit des Tieres von Vorteil ist. Es werden durch Abtrennen unnötiger Röhrchen die Dimensionen des Stammes verkleinert und dadurch die Menge des vorhandenen Zellmaterials für regenerative Prozesse zur Verfügung gestellt.

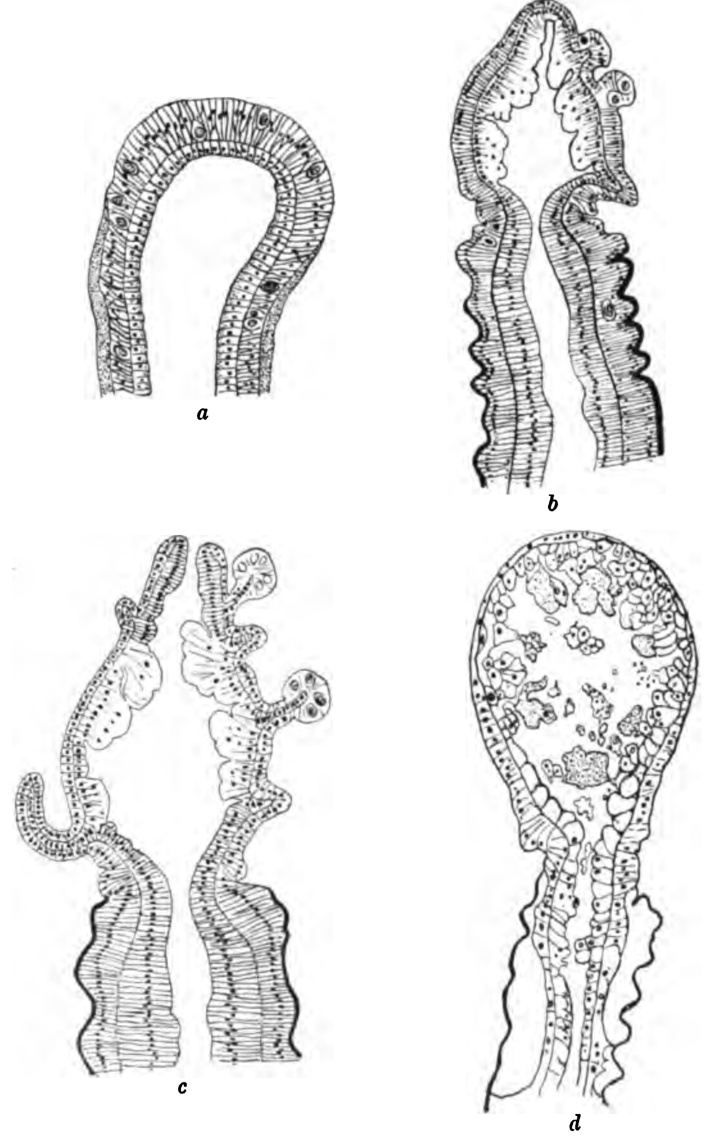


Fig. 237. Wundverschluß (*a*), Regeneration (*b* und *c*) und Degeneration (*d*) eines Hydranten von Pinnaria cavolini, nach Entfernung des ursprünglichen Hydranten. (Nach Gast und Godlewski '903.)

Die Erforschung des Geschehens in harmonisch-äquipotentiellen Systemen, ebenso wie die Auffindung derselben und die Aufstellung des Begriffes ist im wesentlichen DRIESCH's Verdienst und steht noch in ihren allerersten Anfängen.

In der begrifflichen und methodologischen Verwertung der interessanten, mit jedem Tage sich häufenden Befunde der Regulationen geht DRIESCH in völlig unabhängiger und bis jetzt fast völlig isolierter Weise vor. Er allein erblickt in der Lokalisation der formbildenden Prozesse innerhalb der äquipotentiellen Systeme ein Problem sui generis, ein Geschehen, welches „den allgemeinen aus dem Anorganischen bekannten kausalen Verknüpfungsformen nicht subordiniert, sondern koordiniert" ist. Diese Schlußfolgerung, welche eine Autonomie der Lebensvorgänge, einen „Neovitalismus" statuiert, rief als Folge dieses ominösen Begriffes eine eifrige Opposition seitens der meisten Biologen hervor, indem man auf verschiedenen Wegen darzutun sucht, daß die von DRIESCH angeführten Beweise und Beispiele des autonomen Lebensgeschehens, letzteres in keinen Gegensatz zu dem anorganischen physikalisch-chemischen Geschehen stellt, vielmehr demselben subordiniert ist. Schon der Wortlaut diese Satzes muß als Beweis eines hier obwaltenden Mißverständnisses angesehen werden, da das autonome Geschehen im Sinne DRIESCH's durchaus nicht im Sinne eines Gegensatzes zur physikalisch-chemischen Gesetzlichkeit oder der Gesetzlichkeit überhaupt, sondern nur im Sinne einer Erweiterung der Gesetzlichkeit, einer Eigenartigkeit derselben, verstanden werden muß.

Die Begründung seiner Auffassung des Geschehens in harmonisch-äquipotentiellen Systemen ist in knapper und präziser Form von DRIESCH selbst geliefert worden. Die hier angeführten Hauptpunkte seiner Argumentation sollen das Allerwesentlichste wiedergeben: „An determiniert-äquipotentiellen Systemen ist die Lokalisation dessen, was auf Grund ihrer gegebenen Charakteristik geschieht, durchaus mit Hilfe äußerer formativer Reize verständlich, ebenso die Ortsbestimmung des Geschehens bei Regenerationen, welche harmonisch-inäquipotentielle Systeme zur Voraussetzung haben, da durch die Wundfläche hier die Ursache resp. der Ort des Geschehens gegeben wird. Anders für harmonisch-äquipotentielle Systeme: da hier äußere Agentien nachweisbarerweise keinen lokalisierenden Einfluß besitzen, könnte nur noch eine typisch-lokalisierte Eiorganisation für das Auftreten der Lokalisation verantwortlich gemacht werden. Dies wäre jedoch eine contradictio in adjecto, da eben das nachweisbare Fehlen einer derartigen das Aufstellen des Begriffes „äquipotentiell" nach sich führte. Die einzige lokalisierte Verschiedenheit, die solchen Systemen noch beigemessen werden könnte, ist ein allgemeines durchgängiges polar-bilaterales Gerichtetsein ihrer Teilchen, soweit Keime in Betracht kommen, was natürlich für eine typisch-spezifische Lokalisation der weiteren Vorgänge keinesfalls ausreichen kann.

Um ein Mittel zum Verständnis der hier vorliegenden Differenzierung zu schaffen, muß zunächst streng formuliert werden, was uns in der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme für ein Geschehen vorliegt. Erwägen wir, was jedes einzelne Element der betrachteten Systeme in jedem beliebigen Experimentalfall ... leistet. Wir wissen: „Jedes" kann hier „Jedes"; „Jedes" leistet also in jedem anderen Falle etwas „Anderes". Denken wir uns nun das, was ein

einzelnes Element in einem gegebenen Fall leistet, als „Wirkung" eines Reizes.... so ist von dem Reagieren des betrachteten Elementes auf diesen Reiz jedenfalls auszusagen, daß es im Sinne eines Antwortsgeschehens erfolge, und zwar deshalb, weil es ja, wie im Namen „äquipotentiell" ausgedrückt ist, auf nahezu unbeschränkt viele Reize zu reagieren imstande ist."

Durch seinen Charakter als „Antwortsgeschehen" ist die Eigenart seiner Stellung, seine Koordination den anorganischen Geschehensarten genügend gekennzeichnet. Um diesem Begriffe einen konkreteren Inhalt zu verleihen, versucht nun Driesch die kausale Betrachtungsform zeitweilig zu verlassen und in der Ausdrucksweise der exakten Wissenschaften eine „funktionale" oder „phänomenalistische" Darstellungsweise zu wählen. Es wird sich somit um das Aufsuchen und Aufstellen von „Faktoren des Geschehens handeln, ganz unbekümmert darum, ob dieselben „Ursachen" oder „Systembedingungen" genannt werden dürfen. Wenn wir somit das Lokalisationsproblem in funktionaler Ausdrucksweise formulieren, so könnten wir vorläufig z. B. für den spezifischen Ort des Eintritts einer Differenzierung folgende Abhängigkeiten finden: a) von der gegebenen allgemeinen Richtungsorientierung des Systems (oben, unten, Polarität usw.); b) von der experimentell künstlich gesetzten absoluten Größe des Systems (da ja die Differenzierung proportional der Größe verläuft); c) von einer Größe, welche angibt, in welchen Lagebeziehungen dieser Ort zum Ort irgend einer vorher eingetretenen Differenzierung im Falle des „absolut-normalen" Geschehens steht (was ja die notwendige Vorbedingung der Proportionalität der entstehenden Produkte ist).

„Kennen wir diese drei Faktoren, so können wir in jedem einzelnen Fall vorhersagen, wo das erwartete Geschehen sich zutragen wird und wir können sie kennen." [1])

Es muß bei objektiver, vorurteilsfreier Betrachtung zugegeben werden, daß das von Driesch analysierte Lokalisationsproblem der äquipotentiellen Systeme anscheinend unüberwindliche Schwierigkeiten für eine rein-kausale Betrachtungsweise darbietet und daß eine Möglichkeit, dieselben auf Komplexe von „Kräften" und sonstigen ursächlichen Momenten erschöpfend zurückzuführen, ausgeschlossen erscheint.

Ebenso berechtigt und als vielversprechender methodologischer Fortschritt ist die Einführung der funktionalen Betrachtungsweise auch in Bezug auf biologische Probleme zu begrüßen. Wenn dieselbe für den Augenblick einem Verzicht auf wirkliche Erkenntnis gleichzukommen scheinen könnte, so ist es sicher zum großen Teile einer gewissen Routine des wissenschaftlichen Denkens zuzuschreiben. Denken wir uns in analoge Probleme der anorganischen Grundwissenschaften versetzt, so gelten ja die analytischen Formeln als der letzte und beste Ausdruck und Befriedigung des wissenschaftlichen Bedürfnisses, da ja nur dieselben das objektiv Gegebene uns in erschöpfender Weise, ohne den stets unerforschbar bleibenden Rest der „letzten" Ursachen aufzulösen vermögen.

---

[1]) Die dargestellte funktionale Abhängigkeit läßt sich in einer Formel ($xyz = \varphi(G R)$ ausdrücken, wo xyz der Ort des Geschehens im Koordinationssystem, G — die absolute Größe, R — die Orientierung im „absolut-normalen" somit eine Konstante ist.

Es kann jedoch andererseits nicht verschwiegen werden, daß die bis jetzt aufgestellten Formeln des organischen Geschehens sehr arm an konkretem Inhalte sind und mehr als bloßes Schema für die Zukunft betrachtet werden müssen, wobei der Weg, wie wir den Charakter der funktionalen Abhängigkeit, das φ bestimmen könnten, nur für die allerwenigsten Fälle aussichtsreich ist. Ohne diese Bestimmung hätte jedoch eine bloße Konstatierung einer funktionalen Abhängigkeit einen nur sehr bedingten Wert.

Die von Driesch angeführte funktionale Betrachtungsweise des Geschehens in harmonisch-äquipotentiellen Systemen gestattet auch eine scharfe und präzise Formulierung unserer Hauptfrage: sind die „Zellen“ — Eier und Blastomeren — „Elementarorganismen“ oder zusammengesetzte Organismen?

Soweit sie harmonisch-äquipotentielle Systeme sind, oder noch allgemeiner, soweit ihre prospektiven Potenzen ihre prospektive Bedeutung an Extensität übertreffen, muß die Frage, ähnlich wie in Bezug auf die höheren Protozoen, mit Entschiedenheit zugunsten der zweiten Alternative beantwortet werden.

In der Tat, wenn wir das Geschehen eines beliebigen Teiles eines äquipotentiellen Eies als Glied eines natürlichen Verbandes und im isolierten Teile gegenüberstellen, so finden wir, daß beide in genauer korrelativer Abhängigkeit von gewissen Faktoren (was ja aus dem harmonischen Geschehen der betreffenden Abschnitte sich mit Notwendigkeit ergibt), abläuft, daß jedoch entweder die Faktoren selbst, oder das Abhängigkeitsverhältnis oder die Korrelation jedesmal andere sind. Die einzelnen äquipotentiellen Abschnitte oder Teile des einzelligen Organismus der Eizelle zeigen somit eine Mannigfaltigkeit und Charakter der funktionalen Verknüpfung, welche wir als für zusammengesetzte, nicht elementare Organismen bezeichnend erkannt hatten.

Wenn wir die Ergebnisse unserer bisherigen Betrachtungen zusammenzustellen versuchen, so scheinen aus denselben einige Schlüsse zwingender Natur ableitbar zu sein; wenn überhaupt das Aufstellen des Begriffes eines „Elementarorganismus“ als berechtigt und theoretisch zulässig erscheint, und wenn ein solcher als einzige Grundlage des komplizierten biologischen Geschehens angesehen werden dürfte, so ist die Protozoenzelle (wenigstens die hochdifferenzierte) und die Eizelle, resp. die Blastomeren, jedenfalls keine Elementarorganismen. So einfach die Organisation und die Lebensäußerungen eines Infusors auch sein dürften, immerhin ist keine irgendwie sichere oder scharfe biologische Abgrenzung desselben von einem Metazoon durchzuführen und, was die Hauptsache ist, die objektive Darstellung des Geschehens innerhalb eines solchen erweist sich als durchaus biologisch komplex, nicht biologisch elementar. In noch höherem Maße gilt das Gesagte für die Eizelle.

Diese Schlüsse sind jedoch in keinem Falle als bindend für die Weiterbetrachtung der Gewebszellen anzusehen, aus welchen der Begriff des „Elementarorganismus“ eigentlich erst entstanden ist.

Die Gewebszellen können sehr wohl „Elementarorganismen“ sein, sie können aber auch, was allerdings der gangbaren Ansicht widerspricht, jeden Anspruch auf die Qualifikation als Organismus eingebüßt haben. Es ist in der Tat sehr auffallend und wird im allgemeinen übersehen, daß der in morphologischer Hinsicht progressive Entwick-

lungsgang zahlreicher Gewebszellen durch immer zunehmende Differenzierung derselben, mit evidentem Verlust ihres Charakters als „Organismus“ einhergeht, und erst von diesem Augenblick ab ein stabiler, durch die Entwicklungstendenz erzielten Zustand für dieselben auftritt. Es dürfte noch niemand die Zellen der Stützsubstanzen und Decksubstanzen, namentlich der Epidermis, die Elemente des fibrillär differenzierten Bindegewebes, des elastischen Gewebes, aber auch spezielle Sinneszellen usw. für Organismen ansprechen, da mit letzterem Begriffe, auch ohne eingehende Analyse desselben, ganz andere Vorstellungen verknüpft sind.

Es bleiben allerdings auch im höchst organisierten und völlig erwachsenen Organismus zahlreiche Zellkategorien bestehen, welche in der Tat in uns die Vorstellung eines Organismus wecken; wir brauchen nur an die Ganglienzellen und die Drüsenzellen zu denken; eine genauere Analyse des Geschehens innerhalb derselben in unserem Sinne wurde bis jetzt allerdings nicht versucht.

Ein besonders ergiebiges Feld und besonders klare Fragestellungen müssen aber hauptsächlich die Entwicklungsvorgänge im zusammengesetzten Organismus ergeben. Welcher Art ist die Betätigung der Einzelzelle in den formbildenden Prozessen der Ontogenese und in welchem Umfange kommt dabei die Individualität der Einzelzelle zur Geltung? Mit der Untersuchung dieser letzteren Frage wollen wir unsere Betrachtung schließen.

B. Gewebszellen.

Wenn wir die Ontogenese vom Standpunkte der Leistungen der Einzelzelle, resp. des Charakters des cellulären Geschehens zu prüfen versuchen, so kommen folgende Geschehensarten für uns vor allem in Betracht:

Zellbewegung, als welche sowohl die Ortsverschiebung als der Formwechsel embryonaler Zellen verstanden werden muß.

Wenn wir die zwei großen Klassen der Bewegungen der Zellen, welche im I. Teil ausführlich besprochen wurden, ins Gedächtnis zurückrufen, so kann die Bewegung vermittels Cilien für die embryonale Entwicklung oder Formbildung nicht in Betracht kommen. Cilien pflegen zwar sehr frühzeitig an der Oberfläche der Blastula bei sehr vielen Wirbellosen und auch bei manchen Wirbeltieren (Amphibien) aufzutreten, beschränken sich jedoch stets auf Zellen im epithelialen Verbande, können somit die Funktion eines lokomotorischen Organes nicht übernehmen. Es bleibt somit als Mittel zur aktiven Bewegung nur der amöboide Formwechsel. Das Ausstrecken der Pseudopodien fällt hier allerdings viel weniger in Betracht, als das Hinströmen in seiner ganzen Maße, wie z. B. die Bewegung der sog. Lobosa (Verworn, Rhumbler). Die mechanischen Vorbedingungen, welche die amöboide Bewegung möglich und notwendig machen, müssen selbstverständlich hier wie dort ihre Geltung beanspruchen. Es ist, wie bei jeder amöboiden Bewegung, die Ursache in lokaler Anomogeneität der Oberflächen zu suchen. In noch höherem Maße und unter ganz neuen Gesichtspunkten tritt

an uns jedoch die Frage heran, wodurch diese Anomogeneität jedesmal erzeugt werden kann? Die biologische Bedeutung des umgebenden Mediums für die Amöbe, sowie das Fehlen jeder bestimmten Beziehungen eines Protistenindividuums zu anderen, hat es, schon abgesehen von direkter Beobachtung, zur beinahe logischen Notwendigkeit gemacht, in den (in letzter Instanz wohl meistens chemischen) Einwirkungen des Außenmediums (z. B. der Nahrung) nicht nur den örtlich bestimmenden Faktor für die Auslosung der Anomogeneität, sondern höchstwahrscheinlich auch die adäquate Ursache (im Sinne der in Betracht kommenden Energieumsätze) zu erblicken. Bei der ungemein feinen und ausschließlichen Anpassung der Pseudopodienbildung zur Oertlichkeit und Beschaffenheit der Reizquelle, wäre bei Protisten ein spezielles und undenkbar komplizierendes System von isolierten Reizleitungen gegen ein unbekanntes Centrum und von demselben notwendig, um die nötigen lokalen Anomogeneitäten von innen heraus auszulösen.

Die in Betracht kommenden Vorgänge einer frei beweglichen embryonalen Zelle sind allerdings gänzlich verschiedener Art. Von welchem Standpunkte man auch ausgehen möchte, nimmt man spezielle, der Zelle oder dem Zellkerne inhärierende erbliche Anlagen oder Potenzen an, versucht man für die prospektiven Leistungen der Zelle eine rein funktional gefaßte, aber vorläufig noch ziemlich inhaltsarme Formel nach Driesch zu geben, immerhin bleibt das für uns vorläufig unanalysierbare innere Moment — die prospektive Potenz — für jede embryonale Zelle bestehen, welche jede Leistung derselben, somit auch die gesetzmäßigen Ortsverschiebungen irgendwie beeinflussen muß. Die Tragweite dieser inneren Faktoren und namentlich ihr Umsatz in die Anomogeneität der Zelloberfläche kann à priori keinesfalls beurteilt, muß vielmehr auf rein empirischem, hauptsächlich experimentellem Wege erschlossen werden, wobei allerdings der Fall vorkommen kann, daß bei bestimmten Ortsverschiebungen, diese inneren Momente ganz unbeteiligt bleiben, daß erstere ausschließliche Funktion anderer Eigenschaften und Einflüsse sind.

Es lassen sich sehr zahlreiche Beispiele anführen, wo in der Ontogenese einzelne Zellen oder Zellgruppen ein aktives, bestimmt gerichtetes Wandern erkennen lassen. Die bekanntesten Beispiele dieser Art finden wir bei den Gastrulationsvorgängen verschiedener Formen und bei der Mesenchymbildung.

In besonders durchsichtiger Weise gestalten sich die Vorgänge in den Fällen, wo schon an den typischen Konfigurationen und Lagerungsverhältnissen der betreffenden Zellen der Sinn und Charakter ihrer Wanderung bestimmt werden kann.

Es eignen sich für dieses Studium u. a. die ersten Gastrulastadien der Tritonen. In den der Gastrulation direkt vorangehenden Stadien finden sich wohl ausnahmslos bald zahlreichere, bald vereinzelte, völlig kugelige, frei in Blastulainhalt suspendierte Blastomeren. Typische Lage und Formänderungen desselben gehen der eigentlichen Einstülpung stets um etwas voraus. In ihrer Wanderung gegen den animalen Blastulapol verändern sie zunächst ihre Gestalt, indem sie deutlich länglich oder spindelförmig zugespitzt werden, wobei die ausgezogenen Fortsätze frei von Dotterplättchen werden oder nur die allerkleinsten von denselben enthalten. Bei völliger Isolation

der Zellen von allen Seiten kann selbstverständlich von einer Deformation durch Druckwirkung oder ähnliche Momente nicht die Rede sein; es muß ein Gestaltwechsel infolge einer auftretenden Anomogeneität innerhalb der Zelle selbst sein (Fig. 238).

Wenn wir zunächst die Art oder Charakter der auslösenden Faktoren unberücksichtigt lassen, so können die vorliegenden Verhältnisse uns immerhin einige Schlußfolgerungen auf den möglichen Sitz derselben gestatten; da der Ausgangspunkt eine Kugel ist und die Wanderungsform stets eine typische Längsdehnung der Zellen ist, so müßte es sich entweder um eine streng polar von außen einwirkende Kraft oder um eine gewisse Polarität der Zellen selbst handeln; wenn

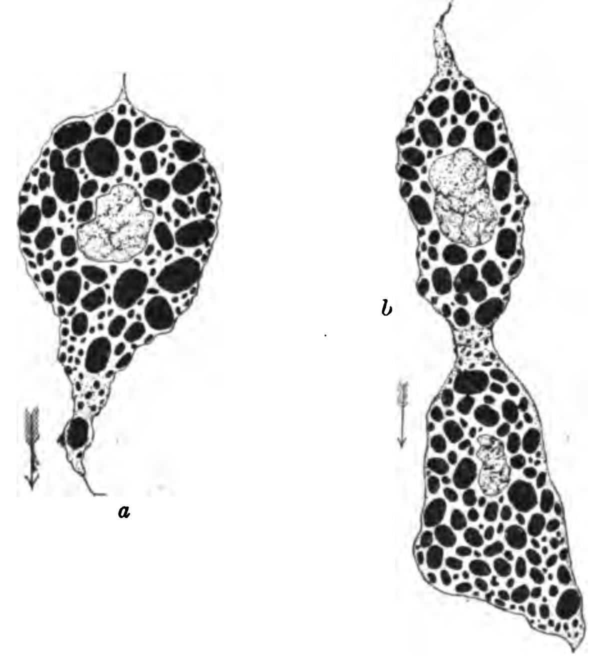


Fig. 238. Freie Blastomeren in der Blastulahöhle des Tritons, in amöboider Wanderung zum animalen Pole begriffen.
b Zwei verknüpfte Blastomeren.
➵ Richtung der Wanderung.

auch eine sichere Entscheidung nicht möglich erscheint, so sprechen sowohl theoretische Erwägungen, als einige weitere Tatsachen zugunsten der letzteren Annahme: die Zellen der Blastulawand, welche mit ihren basalen Enden in einem, wenn auch losem Verbande stehen, zeigen in der Tat, Streckungen in ihren Längsachsen, welche kaum für eine Polarität des von außen einwirkenden Momentes, vielmehr für einem polaren Resultat auf Grund der vorliegenden Anomogeneität zu sprechen scheinen.

Am längsten und genauesten sind wohl die Zellwanderungen bei der Bildung des primären Mesenchyms im Echinidenkeim bekannt, wie sie in zutreffender Weise bereits durch Selenka geschildert wurden. Die taktische Reizbarkeit der wandernden Elemente und zugleich der Sitz des auslösenden Reizes wurde für diese Fälle durch ein hübsches

Verlagerungen mit Sicherheit erkennen und beurteilen läßt; werden nun die Mesenchymzellen nach ihrem Austritt aus dem Mutterboden durch Schütteln an durchaus anormale Orte der Larve gebracht, so wandern dieselben gleichwohl alle, oder fast alle an die für ein entsprechend späteres Stadium der Ontogenese normale Orte hin, so daß auch die fernere Entwicklung und die Skelettbildung ohne jede Abnormität vor sich geht; da das Wandern der Mesenchymelemente bei abnormer Anfangslage derselben nach spezifischen Orten im Ektoderm gerichtet ist, so ist natürlich aller Grund zur Annahme, daß auch im normalen Verlauf der Entwicklung der Richtungsreiz von einem bestimmten Ektodermbezirk ausgeht.

Die zwei, genauer geschilderten Fälle embryonaler Zellwanderung können als Beispiele zahlloser analoger Vorgänge der tierischen Formbildung gelten. Ueberall wo später typisch gebaute Gewebe und Organe aus mesenchymatöser Anlage sich ausbilden, ist natürlich ein typisch gerichtetes Wandern und Einordnung der einzelnen Bauelemente Voraussetzung. Im besonderen treffen somit diese Vorgänge für die zahlreichen Organe des mittleren Keimblattes zu. Die Entstehung der Gefäße, der muskulösen Darmwand, der Knochen, vielleicht mancher drüsigen Organe, können als Beispiele angeführt werden. Von rein cellulärem, für uns allein wichtigem Gesichtspunkte wurden jedoch diese Vorgänge bis jetzt nur sehr wenig untersucht; abgesehen von den eben erwähnten Prozessen, bei welchen die lose gefügten Bauelemente der späteren Gewebe und Organe, ohne ihre Umgebung zu verlassen, durch Verdichtung und regelmäßige Anordnung mit anderen Individuen ihresgleichen, ihr Ziel erreichen, sind bei den eigentümlichen Zellbewegungen in der Ontogenese auch zahlreiche Fälle zu verzeichnen, bei welchen die Wanderungen der Zellen in ihrer Ausgiebigkeit und Zusteuern weit abgelegenen Körperbezirken zu, und namentlich durch die auffallende Individualisation des Geschehens für jedes einzelne Element, ein ganz eigenartiges Gepräge gewinnen und ein spezielles, vorderhand völlig dunkles Problem darbieten; es müssen hier die sog. Scleroblasten erwähnt werden, welche nach Klaatsch's und Gegenbaur's Ansicht im Ektoderm entstehend, ziemlich ausgedehnte Wanderungen in die tieferen Schichten zurücklegen müssen, um durch spätere gesetzmäßige Anordnung die erste Anlage der Hautknochen zu liefern. Es sind die noch ausgedehnteren Wanderungen der Urkeimzellen von ihrer ersten Entstehungsstätte zu ihrer definitiven Ausbildungsregion, den Geschlechtsdrüsen zu nennen. Die diesbezüglichen Erscheinungen wurden schon vor längerer Zeit von Weismann an den Keimzellen von Hydroidpolypen entdeckt und genauer beschrieben. Die Keimzellen treten ganz sporadisch im Ektoderm auf und haben einen ziemlich weiten Weg einzeln bis in die Gonaden zurückzulegen.

Auch bei höheren Tieren, sogar bei Wirbeltieren, ist die Stelle des ersten Auftretens der Urkeimzellen (das Gonotom der Selachier nach Rabl, Rückert) von ihrer definitiven Lage in den Keimdrüsen sehr verschieden und ihr Einfügen in das sog. Keimepithel der Keimdrüsen ist ein sekundärer Zustand, das Resultat langer Wanderungen (Beard).

Die bekanntesten, und in ihrer Bedeutung wohl die wichtigsten Zellmigrationen in der Ontogenese beziehen sich jedoch auf die Entwicklung des peripheren Nervensystems: daß es hier, wie namentlich

Experiment von DRIESCH direkt bewiesen. Die Elemente des primären Mesenchyms zeichnen sich bei diesen Larven sowohl durch ihre Konstanz in der Zahl, wie auch namentlich durch ihre geregelte, sehr frühzeitig auftretende bilaterale Symmetrie aus, welche die künstlich gesetzten aus KUPFFER's Darstellungen folgt, um eine Auswanderung größerer Zellkomplexe aus dem Verband der Medullarplatte und ihr gesetzmäßiges Einordnen in Zellstränge handelt, kann wohl nicht bestritten werden, obwohl die Beziehungen dieser Zellen zur Ausbildung der definitiven Nerven noch sehr strittige sind. Das Auswachsen der Achsenzylinderfortsätze aus den Neuroblasten, wie es aus den älteren Schilderungen HIS' und den neueren Untersuchungen HARRISON's als sicherstehend betrachtet werden kann, bietet in mancher Hinsicht analoge Prozesse, da ja, obwohl die Neuroblasten selbst relativ oder absolut unbeweglich bleiben, die freien Enden der Achsenzylinder ein gewisses Gerichtetsein ihres Wachstums besitzen müssen.

Alle Vorgänge der letzterwähnten Kategorie blieben für uns in ihren Ursachen und Mitteln ganz unanalysierbar, und die Zurückführung der Wanderungen auf Anziehungen kann natürlich nicht mehr als eine Umschreibung der Tatsache selbst gelten, um so mehr, als im Gegensatz zu den eingangs angeführten einfachen Beispielen (Gastrulation, Mesenchymbildung etc.) auch der Mechanismus des Vorgangs uns völlig dunkel bleibt.

Wir können uns auch somit keine Vorstellung darüber bilden, wie hoch wir die Leistungen der betreffenden Zellen anrechnen können, in welchem Maße die Bewegung und Migration derselben aus inneren Faktoren heraus, oder durch Einflüsse der Umgebung ausgelöst werden.

Die Analyse der einfachen Fälle der Wanderung von Mesenchymzellen dürfte uns jedoch einige nähere Aufschlüsse über den Grad der Individualität der in Betracht kommenden Einzelelemente geben. So können wir z. B. mit DRIESCH zusammen schließen, daß das primäre Mesenchym der Echinidenkeime, welches durch Schütteln verlagert wurde, im wesentlichen aus gleichartigen oder äquipotenten Elementen besteht, da es ja kaum anzunehmen wäre, daß bei Differenz der Elemente, jedes einzelne willkürlich verlagerte, trotzdem auf den taktischen Reiz hin seinen, ihm speziell eigenen Ort fände, wie es aus der durchaus normalen Weiterentwicklung gefolgert werden muß.

Ganz analoge Schlüsse dürften sich aus der Betrachtung der bereits vorhin erwähnten Gastrulationsvorgänge ergeben. Wenn auch im normalen Geschehen der Ort der ersten Einstülpung resp. der Zellwanderung in der Struktur des Eies bestimmt wird, so zeigen experimentelle Eingriffe, daß unter Umständen auch andere Elemente zur Gastrulation verwendet werden dürften. So ergibt sich z. B. daß bei Züchtung der Froscheier in schwachen Lithiumlösungen der bilateral-symmetrische Gastrulatypus durch einen radiär-symmetrischen ersetzt wird, wobei die ganze Aequatorialzone des Eies gleichzeitig und gleichmäßig eingestülpt wird.

Die im Laufe der späteren Entwicklung eintretenden massigen Zellwanderungen lassen ebensowenig eine Individualität in jeder Zelle nachweisen oder sogar vermuten. Es spricht vielmehr alles dafür, daß wir in all diesen Fällen größere Mengen eines vollständig gleichartigen Bildungsmaterials vor uns haben, welches auf verschiedene richtende Reize hin Bewegungen auszuführen vermag und möglicher-

weise diese seine Gleichartigkeit stets einer gemeinsamen Herkunft aus einer Stammzelle verdankt.

Soweit es sich beurteilen läßt, gehören somit die Ortswechselerscheinungen der Zellen in der Ontogenese und anscheinend auch in den Regulationsprozessen zu den „elementaren" morphogenen Prozessen, wenn man als Charakteristik eines solchen, vor allem das Fehlen jeder Gliederung oder koordinierten Ineinandergreifens mehrerer Einzelvorgänge innerhalb der Zelle betrachtet. Unter wenigen, unten zu erwähnenden Ausnahmen werden die embryonalen Zellen von dem Bewegungsimpuls in toto, en bloc ergriffen und stets als plastisches Material für die später auszulösenden formativen Prozesse verwertet. Es dürften bis jetzt kaum Beispiele bekannt sein, in welchen Einzelleistungen die Zellen, somit koordinierte Bewegungen oder Verschiebungen ihrer Einzelteile formgestaltend tätig wären. Die Formbildungsprozesse des Metazoenleibes, auch die einfachsten, gehen vielmehr stets von größeren Zellmassen oder Zellverbänden, Blättern usw. aus, welche wie plastisches Material, die Einzelzellen als passive Bausteine verwendet werden.

Die Bedeutung der Zellteilungsvorgänge für die morphogenetischen Prozesse wurde in vielen Fällen überschätzt, von manchen neueren Autoren dagegen zu stark herabgesetzt; daß eine Zellvermehrung des Keimes mit Wachstum desselben nicht identisch ist, ergibt sich ohne weiteres aus der Betrachtung der Furchungsvorgänge. Sobald jedoch der Furchungsprozess abgeschlossen ist, folgt fast ausnahmslos jeder Zellteilung ein Heranwachsen der Tochterzellen auf das ursprüngliche Maß der Mutterzelle und dadurch selbstverständlich eine ständige Substanzzunahme. Andererseits können aber Wachstumserscheinungen sowohl einzelner Zellen wie dadurch auch größerer Gewebsabschnitte ohne jede Teilung vor sich gehen.

Im Gegensatz zu Zellwanderungen, treten Zellteilungen, wenn auch auf bestimmte Regionen beschränkt, immerhin relativ sporadisch auf. Es kann somit die Annahme oder sogar Auffindung eines auslösenden Reizes allgemeiner Natur für die Erklärung der Tatsache durchaus nicht zureichend sein. So ist es z. B. mit den so häufig wiederkehrenden Prozessen der embryonalen Faltenbildungen der Fall.

Geht man von einer ebenen Zellplatte aus, so müßte a priori eine Zellwucherung auf einer der Oberflächen eine Vorwölbung derselben (vorausgesetzt, daß die Ränder der Platte relativ unverschieblich eingefaßt sind) zur Folge haben. Es erweist sich dagegen, daß die Faltenbildungen fast ausnahmslos auf der konkaven Seite erfolgen und trotz wiederholter Teilung immer ausgesprochener werden. Das bekannteste Beispiel dieser Art ist das Medularrohr. Auch die Gastrulationsvorgänge an hohlen Blastulae zeigen beinäherer Untersuchung, daß Mitosen vielfach an Orten und in einer Richtung ablaufen, welche eher dem Invaginationsvorgange störend sein müßten. Abgesehen von diesen Erscheinungen, können jedoch zahlreiche Fälle angeführt werden, wo die Vermehrungsherde als tatsächlicher gestaltender Faktor auftreten. Es ist z. B. unleugbar, daß der Gastrulationsvorgang der Fischeier in erster Linie auf ständigen Nachschub seitens der proliferierenden syncytialen Zellen erfolgt; so sind auch die Organe wie der Primitivstreifen u. a. in erster Linie nur Pro-

liferationsherde. Die Zellteilungen können sogar zuweilen, wenn auch nur in selteneren Fällen, ein streng gerichtetes Wachstum zur Folge haben. Das eklatanteste Beispiel dieser Art wird wohl durch die sog. Teloblasten der jungen Keime der Anneliden, geliefert. Es handelt sich hier um regelmäßige Zellstreifen, welche durch stets inäqual erfolgende Teilung der Endzelle an Länge zunehmen (Fig. 239).

Eine irgendwie befriedigende Erklärung für den Zeitpunkt des Auftretens der Mitose in einer gegebenen Embryonalzelle läßt sich vorläufig nicht geben. Es ist jedoch aus vielen Gründen höchst unwahrscheinlich, daß eine Mitose als individuelle Reaktion auf einen, eine größere Zellgruppe treffenden Reiz aufzufassen wäre. Es sind viel eher innere durch die stofflichen Prozesse innerhalb der Zelle bedingte Momente für das Eintreten eines solchen Vorganges verantwortlich zu machen.

Wenn wir versuchen, die beiden geschilderten Elementarvorgänge, da sie ja gleichzeitig in den meisten embryonalen Zellen vorkommen, miteinander zu kombinieren, so gewinnen wir neue Gesichtspunkte zur Beurteilung der vorliegenden Prozesse. Wenn wir das primäre Mesenchym der Seeigellarve als Beispiel nehmen, so lehren uns die taktischen Erscheinungen derselben, namentlich die künstlichen Ablenkungen des normalen Verlaufes, daß wir wesentlich gleichartige Elemente vor uns haben. Wenn aber in diesen Elementen, was sicher der Fall sein wird, sporadische Mitosen auftreten, so können wir einen folgenden Gegensatz konstruieren: Elemente mit nachweisbar gleichen prospektiven Potenzen verhalten sich, unter höchstwahrscheinlich identischen Außenbedingungen, verschieden in Bezug auf den Teilungsvorgang. Es kann somit letzterer in diesen Fällen unmöglich als Reaktion der Zelle auf einen von außen einwirkenden Faktor aufgefaßt werden, sondern es müssen vielmehr für die Teilung Vorgänge in der Zelle maßgebend sein, die ohne eine wirkliche Spezifizität derselben zu bedingen, im gegebenen Augenblicke für dieselbe spezifisch sind; es können somit nur periodisch wiederkehrende Vorgänge innerhalb der Zelle für die Auslösung des mitotischen Vorganges maßgebend sein. Unsere Vorstellung über diese Vorgänge muß aber in einer anderen Richtung wieder umgestaltet werden, sobald wir die unleugbare Beeinflussung gewisser Körperbezirke des Keimes oder auch des erwachsenen Organismus im Sinne der Zellproliferation berücksichtigen. Bestimmte Reize, wie z. B. die Wundflächen, chemische Reize der Fremdkörper, Toxine usw. ver-

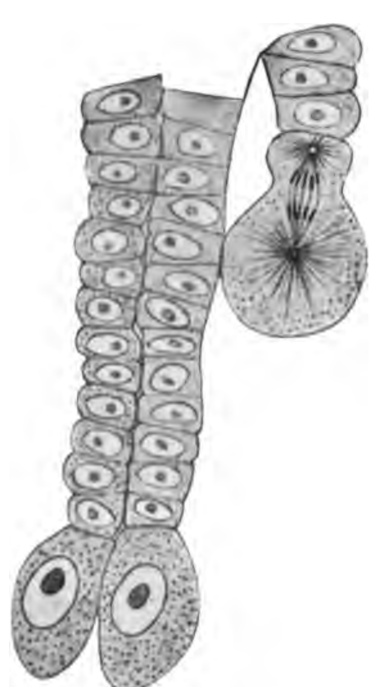


Fig. 239. Teloblasten der Mesodermstreifen eines Embryo von Allolobophora foetida. (Nach Wilson '902.)

mögen ja solche auszulösen. Da es sich auch hier wiederum in jedem gegebenen Augenblicke nur um relativ wenige sporadische Mitosen handelt, kann somit auch diese Tatsache, unsere Vorstellung über die Bedeutung der Zellteilung im embryonalen Geschehen nur dahin präzisieren, daß im Gegensatz zu manchen anderen cellulären Formbildungsprozessen, welche meistens größere Komplexe von gleichartigem Zellmaterial ergreifen, wobei individuelle Charaktere innerhalb des letzteren nicht zur Geltung kommen, die Körperzellen, in Bezug auf den Vermehrungsvorgang, streng genommen ihre völlige Individualität zu wahren vermögen. Es kann daraus ein Gegensatz zur strengen Normierung des normalen embryonalen Geschehens und typischer Lokalisierung der Proliferationsherde innerhalb eines wachsenden Keimes keinesfalls erblickt werden. Der Gegensatz zu den meisten übrigen ontogenetischen cellulären Vorgängen ist vielmehr nur darin gelegen, daß bei gegebenen auslösenden Außenfaktoren, die als Antwortsreaktion aufzufassende Teilung stets individuell erfolgt.

Wir besitzen bis jetzt nur wenige Anhaltspunkte, um den Charakter der die Zellteilung in den Geweben auslösenden Faktoren zu beurteilen. Wie SCHAPER und RABL hervorgehoben hatten, kann die Gesetzmäßigkeit der Mitosen innerhalb verschiedener embryonaler, epithelialer Lamellen in Zusammenhang mit anliegenden Körperflüssigkeiten gebracht werden. Es handelt sich stets um geschlossene Körperhöhlen mit eiweißhaltigen Flüssigkeiten und somit möglicherweise um günstige Ernährungsverhältnisse für die Zellen. Daß eine forcierte Ernährung als teilungsauslösender Faktor häufig auftritt, wird auch durch zahlreiche anderweitige Erfahrungen bestätigt (obwohl natürlich die Volumzunahme des Körpers in erster Linie auf Größenzunahme der Zellen und Ablagerung verschiedener Stoffe zurückgeführt werden muß). Besonders lehrreich ist die Erfahrung von FLEMMING an Salamanderlarven, in deren Geweben die Mitosen gewöhnlich schubweise aufzutreten pflegen, wobei die Schübe mit ziemlicher Sicherheit durch sehr reichliche Ernährung nach stattgehabter Inanition hervorgerufen werden können.

Die Zelldifferenzierung ist der vornehmste und am wenigsten analysierbare Vorgang der Histogenese. Das Anfangssubstrat der Differenzierung ist im allgemeinen sehr einfach und gleichförmig; es sind entweder epitheliale Blätter oder lose Haufen von Mesenchymzellen. Eine wichtige, obwohl in ihrer Bedeutung nicht streng analysierbare Spezifizität vieler Zellgruppen ist außerdem in ihrem verschieden reichen Gehalt an Dotterelementen gelegen. Es lassen sich im allgemeinen zwei verschiedene Differenzierungstypen unterscheiden: bald sind es Vorgänge, welche gegebene Zellgruppen en bloc ergreifen und ein vollständig homogenes Parenchym aus derselben hervorgehen lassen; in anderen, nicht minder häufigen Fällen, ist die Differenzierung innerhalb einer homogenen Gruppe wiederum differentiell, indem funktionell und morphologisch hochverschiedene Elemente eines hochkomplizierten Gewebes aus einer anscheinend völlig gleichwertigen Anlage entstehen. Als klassisches Beispiel ersterer Art kann die Entwicklung der Skeletmuskulatur angesehen werden; in die zweite Kategorie können namentlich das Nervengewebe und die Sinnesorgane gestellt werden. Eine „differente“ Differenzierung

kann übrigens in vielen Fällen auch dadurch erzielt werden, daß in den an sich homogen bleibenden Block, fremdartiges Gewebe erst allmählich hineinwächst.

Wenn wir als Beispiel das allgemein Biologische an dem Vorgange der Histogenese der Muskelfaser herauszugreifen versuchen, so fällt es uns zunächst auf, daß das Endziel erst durch Aufeinanderfolge mehrerer, ganz heterogener Entwicklungsmomente erreicht wird; es ist als erstes, ein typischer Formwechsel der einzelnen Zelle und eine regelmäßige Anordnung der einzelneu Zellindividuen gegen bestimmte Körperachsen, resp. gegen ihre Nachbarschaft zu verzeichnen. Erst nachdem aus den regellosen Elementen des mesenchymähnlichen Muttergewebes, regelmäßige, eine definitive Orientierung und Schichtung aufweisende Zellmasse oder Zellplatte entstanden ist, tritt der spezifische innere Differenzierungsvorgang, die Bildung der kontraktilen Fibrillen auf, durch welchen die Zelle zu einer Muskelzelle wird.

Diese Nacheinanderfolge der einzelnen Etappen der Differenzierung wird jedoch in vielen anderen Zellarten durchaus nicht eingehalten, indem die heterogenen Vorgänge gleichzeitig und ohne nachweisbare strenge gegenseitige Abhängigkeit ablaufen. Aehnliches sehen wir z. B. bei der Entwicklung der Nervenzellen. Wenn wir die Genese der feineren, nur mit speziellen Methoden nachweisbaren intimen Strukturen der Ganglienzellen, wie die Fibrillennetze, intracelluläre Kanäle usw. unberücksichtigt lassen, so sehen wir z. B., wie in den einfach gebauten, birnförmigen Neuroblasten (His) wenigstens 3 Vorgänge Hand in Hand gleichzeitig verlaufen. Es ist zunächst eine bedeutende und ziemlich schnell fortschreitende Volumzunahme zu verzeichnen, wobei der Schwerpunkt auf die Größenzunahme des Plasmaleibes fällt. Es entstehen sehr frühzeitig die ersten Andeutungen der typischen Beschaffenheit des Plasmas, die sog. tigroide Substanz (Nissl'sche Körper) und gleichzeitig und diesmal in kausaler Korrelation, die typischen Veränderungen in Struktur und Chromatizität des Zellkernes (vgl. Teil II Kap. IV). Es werden aber gleichzeitig von der Zelle auch ihre typische Form und ihre eigentümlichen Verbindungen mit der Nachbarschaft, die Protoplasmafortsätze und schließlich auch der weit auswachsende Achsenzylinder, ausgearbeitet. Eine genauere Kenntnis der Entstehung der feineren, oben erwähnten Strukturen, müßte natürlich noch weitere Komplikationen in dieses ohnehin so komplizierte Getriebe mit hineinbringen.

Es ist evident, daß im Gegensatze zu den zwei ersten, von uns berührten cellulären Entwicklungsfaktoren, die Zelldifferenzierung im allgemeinen kein elementarer, sondern ein komplexer cellulärer Vorgang ist. Es ergibt sich daraus die Möglichkeit einer Verknüpfungsweise der Einzelelemente des Geschehens, welche eine Einsicht in die von uns gestellten Probleme über die Qualifikation der Metazoenzelle als elementaren Organismus uns gewähren dürfte. Eine Beantwortung des vorliegenden Problems für eine bestimmte Zellenart setzt zunächst einige Prämissen voraus. Die Differenzierung einer Zelle ist wohl ausnahmslos eine abhängige. Die Zelle kommt zur Ausübung ihrer biologischen Bestimmung nur vermöge ihrer Beziehungen zu anderen im gleichen oder anderen Sinne differenzierten. Diese Beziehungen, welche sowohl funktioneller, als auch zuweilen direkt morphologischer Art sein können, sind zuweilen komplizierter

Natur, indem eine gegebene Zelle zu mehreren anderen, verschiedenartigen in Beziehung steht, wie es z. B. mit Ganglienzellen usw. der Fall ist.

Wären uns nun Tatsachen bekannt, welche einerseits eine gegenseitige Beeinflußbarkeit in der Ausbildung der einzelnen Verknüpfungsbeziehungen der Zelle zu ihren Nachbargebilden, andererseits eine unabhängige Variabilität der ersteren dartun könnten, so hätten wir genügende Kriterien zur Auffassung des betreffenden cellulären Geschehens als eines nicht elementären. Denken wir uns z. B. den Vorgang der Histogenese einer centralen Ganglienzelle, bei welchem ihre Protoplasmafortsätze in bestimmte Beziehungen zu anderen Ganglienzellen treten, indem gleichzeitig der Achsenzylinderfortsatz zu einem peripheren Endorgan sein Wachstum richtet. Stellen wir uns nun vor, daß letzterer Prozeß experimentell in einem bestimmten Sinne beeinflußt oder abgeändert wäre und diese Abänderung einen Rückschlag auf das Zustandekommen der ersterwähnten Verknüpfungen hätte, aber auch gleichzeitig beliebige andere Modifikationen oder Beeinflussungen der Partialvorgänge in der Zelle, welche für die anderen ohne Rückwirkung blieben, und wir hätten eine Entscheidung des Problems etwa analog den entsprechenden Ergebnissen bei den höheren Protozoen. Die Ganglienzelle wäre in diesem Falle als ein nicht elementarer, zusammengesetzter Organismus aufzufassen. Fänden wir eine feste, nicht variable Verknüpfungsweise aller Einzelteile, so hätte uns ein „Elementarorganismus“ vorgelegen; fänden wir schließlich keine Andeutung von korrelativen Verknüpfungen der Einzelteile, so bliebe jede Berechtigung zur Qualifikation der betreffenden Zelle als Organismus aus.

Derartige Feststellungen in Bezug auf formbildende Prozesse in den Gewebszellen bleiben jedoch vorläufig als bloße Desiderata, dürften auch aus der Erforschung der normalen Histogenese schwerlich erschließbar sein. Die als Heteromorphoren oder Heteroplasien bekannten experimentell oder pathogenetisch zustande kommenden Umdifferenzierungen der Gewebe oder Organe spielen sich, ähnlich wie die übrigen formbildenden Prozesse, für unsere Beobachtung in ganzen Zellmaßen oder Zellverbänden ab, wobei die Einzelzellen wiederum als indifferente Bausteine sich erweisen. Strenge Nachweise von intracellulären Beeinflußbarkeiten liegen nur in der Richtung der degenerativen Processe, namentlich innerhalb der Einzelteile der nervösen und Sinneselemente vor und können natürlich für unsere Zwecke nicht verwertet werden.

Die Tatsachen der Histogenese haben sich somit im ganzen als für unsere Fragestellung nicht eindeutig und nicht ausreichend erwiesen. Wenden wir uns dem Getriebe des fertigen, volldifferenzierten Organismus zu, so wird uns im großen und ganzen eine ebensowenig befriedigende Antwort zuteil. Wenn wir uns an zwei Gewebsarten wenden, in welchen die Individualität der Zelleistungen wohl am meisten, wenn nicht einzig und allein zum Ausdruck gelangt, das Centralnervensystem und das Drüsengewebe, so führt uns das Geschehen in den Ganglienzellen auf ein für die streng biologische Forschung transcendentes Gebiet.

Für die cellulären Vorgänge der Drüsen kann als wertvoller Anknüpfungspunkt für zukünftige Betrachtungen der merkwürdige Phasenunterschied im Zustande oft direkt benachbarter und an-

scheinend identischer Drüsenzellen angesehen werden. In welchem Sinne jedoch diese Individualisation der Leistungen der Drüsenzellen aufzufassen und zu deuten ist, wird wohl erst in der Zukunft entschieden werden können.

Von größtem Werte für unser Problem, wie für das tiefere Eindringen in das biologische Geschehen überhaupt, werden auch im Getriebe des erwachsenen Organismus die Vorgänge der „Regulationen" des atypischen Geschehens, welche Driesch in scharfsinniger Weise in den Vordergrund setzte, werden dürfen. Als klarste und frappanteste Beispiele von solchen werden von Driesch vorläufig die Vorgänge der Immunisierung der Organismen, der Ausarbeitung der Antitoxine und das vikariierende Eintreten einer Drüse für eine andere zur Ausscheidung spezifischer toxischer Stoffwechselprodukte des Organismus angeführt.

Aber auch in diesen Fällen, ähnlich wie in den Vorgängen der typischen und atypischen Histogenese, sind die Einzelleistungen der Zellen bislang noch wenig analysiert und bleiben der späteren Forschung vorbehalten.

Literaturverzeichnis.

Abkürzungen.

1. A. A. = Anatomischer Anzeiger.
2. A. A. P. = Archiv für Anatomie und Physiologie.
3. A. B. = Archives de Biologie.
4. A. f. m. A. = Archiv für mikroskopische Anatomie.
5. C. R. = Comptes rendus de l'Academie des sciences Paris.
6. Z. A. = Zoologischer Anzeiger.
7. Z. w. Z. = Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.

Aigner. *Ueber das Nebenhodenepithel. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. '901.*

Albrecht. *1. Untersuchungen zur Struktur des Seeigeleies. Sitzb. Ges. Morph. Phys. München '98.*
2. Experimentelle Untersuchungen über Kernmembranen. Festschrift für Bollinger '902.

Altmann. *1. Ueber Nukleinsäuren. A. A. P. '89.*
2. Die Elementarorganismen und ihre Beziehung zu Zellen. Leipzig '90 u. '94.
3. Ueber Granula u. Intergranularsubstanzen. A. A. P. '96.

Apáthy, v. *Das leitende Element des Centralnervensystems. Mitt. Zool. St. Neapel '97.*

Arnold. *1. Ueber die Teilungsvorgänge an den Wanderzellen. Arch. f. m. A. '87*
2. Struktur u. Architektur der Zellen. A. f. m. A. '98.
3. Ueber feinere Strukturen d. Leber. Arch. path. Anat. '901.

Balbiani. *1. Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire. C. R. '76.*
2. Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus Z. A. '81.
3. Recherches experimentales sur la merotomie des Infusoires ciliés. Recueil Zool. Suisse '89.
4. Sur les régenerations sucessives du peristome chez les Stentors et sur le rôle du noyau dans ce phénomène. Z. A. '91.
5. Centrosome et Dotterkern. J. d'Anat. et physiol. '93.

Ballowitz. *1. Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. A. f. m. A. '88, Z. w. Z. Bd. '90, A. m. A. '90, Z. w. Z. '91.*
2. Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. A. ges. Phys. '89.
3. Ueber Sichtbarkeit und Aussehen der ungefärbten Centrosomen in ruhenden Gewebszellen. Z. w. Mic. '97.
4. Zur Kenntnis der Zellsphäre. A. A. P. '98.
5. Ueber das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges. A. f. m. A. '900.
6. Ueber Kernarrosion und Kernfensterung. A. f. Path. Anat. '901.

Bambecke, v. *1. Elimination d'éléments nucleaires dans l'oeuf ovarien de Scrophaena scropha. A. B. '93.*
2. Recherches sur l'ovocyte du pholcus phalangioides. A. B. '98.

Barfurth. *Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. m. A. '91.*

Bary, de. *1. Ueber den Bau und das Wesen der Zelle. Flora '62.*
2. Die Myeetozoa. 2. Auflage. '64.

Behrens. *Die Reifung u. Befruchtung des Forelleneies. Anat. Hefte. '98.*

Belajeff. *1. Ueber die Aehnlichkeit einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Tieren und Pflanzen. Ber. D. Bot. Ges. '97.*
2. Einige Streitfragen in den Untersuchungen über die Karyokinese. Ibid. '97.
3. Ueber Reduktionsteilung des Pflanzenkernes. Ibid. '98.
4. Ueber Cilienbildner in den spermatogenen Zellen. Ibid. '98.
5. Ueber die Centrosomen in den spermatogenen Zellen. Ibid. '99.
Benda. *1. Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. A. A. P. (Phys. Abt.) '99, '900.*
2. Ueber neue Darstellungsmethoden der Centralkörperchen und die Verwandtschaft der Basalkörper der Zelle mit Centralkörperchen. A. A. P. (Phys. Abt.) '901.
3. Die Mitochondria. Ergebnisse v. Merkel-Bonnet. '903.
Beneden, v. *1. Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. A. B. '83.*
2. La Spermatogenèse chez l'Ascaris mégalocephale. Bull. Ac. roy. Belgique. '84.
Beneden, v. et Neyt. *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Ibid. '87.*
Bensley. *The structure of mammalian gastric Glands. Q. J. of w. Sc. '98.*
Bergh. *1. Recherches sur les noyaux de l'Urostyla. A. B. IX. '89.*
2. Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe. Wiesbaden '94.
3. Ueber die relativen Teilungspotenzen einiger Embryonalzellen. Arch. f. Entw.-mech. '95.
Berthold. *Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig '86.*
Bethe. *1. Einige Bemerkungen über die »intracellulären Kanälchen« der Spinalganglienzellen etc. Anat. Anz. '900.*
2. Kritisches über Zellteilung. Intern. Zeitschr. f. Anat. Phys. '902.
Biedermann u. Moritz. *Untersuchungen über die sog. »Leber« d. Mollusken. Pflüger's Arch. '99.*
Bonnevie. *Ueber Chromatindiminution bei Nematoden. Jenaische Zeitschr. '901.*
Borgert. *Ueber die Karyokinese bei tripyleen Radiolarien. Zool. Jahrb. '901.*
Born. *Die Struktur der Keimbläschen im Ovarialei von Triton taeniatus. A. m. A. '94.*
Bouin, M. u. P. *1. Sur la présence du filaments particuliers dans le protoplasme etc. Bibl. anat. '98.*
2. La présence de formations ergastoplasmiques dans l'ovocyte d'Asterina gibbosa. Ibid. '98.
3. Sur le developpement de la cellule mère des Liliacées etc. Arch. d'Anat. mirc. '99.
4. Mitoses spermatogénetiques chez Lithobius forficatus L. Bibl. anat. '01.
5. Sur le fuseau, le resudu fusorial etc. chez Lithobius forficatus. Bibl. anat. '901.
Boveri. *1. Zellenstudien. Heft 1—IV. '87, '88, '90, '901 (auch in der Jenaischen Zeitschrift).*
2. Ueber den Anteil d. Spermatozoon an d. Teilung des Eies. Sitzber., Ges. Morph.-Phys. München '87.
3. Ueber partielle Befruchtung. Ibid. '88.
4. Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Ibid. '89.
5. Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier. Arch. f. Entwicklungsmech. '95.
6. Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies. Verh. d. physik. med. Gesellsch. zu Würzburg. '95.
7. Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Ibild. '96.
8. Ueber die Polarität des Seeigeleies. Ibid. '901 u. Zool. Jahrb. '901.
9. Ueber mehrpolige Mitosen. Verh. d. physik. med. Gesellsch. zu Würzburg '902.
10. Ergebnisse der Konstitution der chromatischen Kernsubstanz. '904.
Brauer. *1. Zur Kenntnis der Herkunft des Centrosomas. Biol. Centr. '93.*
2. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. '93.
Braus. *Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneneies etc. Jenaische Zeitschr. '95.*
Bromann. *Ueber Bau u. Entwicklung d. Spermien bei Bomb. igneus. Anat. Anz. '900,*
Browicz. *1. Ernährungswege der Leberzelle etc. Anz. Akad. Wiss. Krakau '99.*
2. Meine Ansichten über die Struktur der Leberzelle. Virchow's Arch. '902.
3. Die Beziehungen zwischen den intraacinösen Blutkapillaren u. den Ernährungskanälchen der Leberzelle. Anat. Anz. '902.
Brücke. *Die Elementarorganismen. Wiener Sitzber. Akad. Wiss. '61.*
Bühler. *1. Protoplasmastruktur in Vorderhirnzellen der Eidechse. Verh. phys.-med. Gesellsch. Würzburg '95.*
2. Untersuchungen über Bau der Nervenzellen. Ibid. '98.
Bütschli. *1. Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. Abh. der Senkenberg. Gesellsch. '76.*

2. *Protozoa. Bronn's Klassen u. Ordnungen d. Tierreiches. '89.*
3. *Untersuchungen über mikroskopische Schäume u. Protoplasma. Leipzig '92.*
4. *Ueber sog. Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verh. med.-nat. Ges. Heidelberg '92.*
5. *Ueber künstliche Nachahmung d. karyokinetischen Figur. Ibid. '93.*
6. *Schaumstruktur geronnener Substanzen. Ibid. '93.*
7. *Strukturen künstlicher und natürlicher quellbarer Körper. Ibid. '95.*
8. *Die quellbaren Körper. Abh. Göttinger Gesellsch. '96.*
9. *Anwendbarkeit d. Experimente in der Entwicklungsmechanik. Arch. f. Entwick.-mech. '97.*
10. *Untersuchungen über Strukturen des Organismus etc. Leipzig '98.*
11. *Geschichte der Frage nach der Plasmastruktur. Verh. d. med.-nat. Ges. Heidelberg '99.*
12. *Asterenbildung im Plasma. Ibid. '99.*
13. *Teilungszustand des Centralkörpers bei einer Nostocacee. Ibid. '99.*
14. *Bemerkungen über Plasmastörungen bei der Zellteilung. Arch. f. Entwicklungsmechanik. '900.*
15. *Meine Ansicht über die Struktur des Plasmas und einige ihrer Gegner. Ibid. '901.*
16. *Mechanismus und Vitalismus. Leipzig '901.*

Cadet. *Etude de la constitution histologique normale et de quelques variations fonctionelles etc. des glandes gastriques du fond. Thèse de Lyon. '901.*

Calkins. 1. *Spermatogenesis of Lumbricus. Journ. of Morph. '95.*
2. *Yolk-Nucleus of Lumbricus. Trans. New-York Akad. '95.*
3. *Mitosis in Noctilula miliaris. Journ. of Morph. '99.*

Carlier. *Cells of the Newts stomach during digestion. La Cellule. '99.*

Carnoy u. Lebrun. 1. *La vesicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. '97, '99, '900.*
2. *Fécondation chez l'Ascaris megalocephala. Ibid. '97.*
3. *A propos de fécondation. Ibid. '98.*
4. *La cytodiérèse de l'oeuf. Ibid. '98.*

Chabry. *Contribution à l'embryologie normale et teratologique des Ascides. Journ. de l'Anat. et de Phys. '87.*

Chittenden. *Neuere physiologisch-chemische Untersuchungen über die Zelle. Biolog. Centralblatt. '94.*

Chun. *Bemerkungen über den Aufsatz von H. Driesch und T. Morgan: Von der Entwicklung einzelner Ctenophorenblastomeren. Arch. f. Entwicklungsmechanik. '95.*

Cienkowsky. 1. *Beiträge z. Kenntnis d. Monaden. Arch. f. m. A. '65.*
2. *Zur Entwicklungsgeschichte d. Myxomyceten. Jahrb. wiss. Bot. '63.*

Coe. *Maturation and Fertilisation of the Egg of Cerebratulus. Journ. of Morph. '99.*

Cohn. *Epitheliale Schlußleisten an embryonalen und ausgebildeten Geweben. Verh. phys.-med. Gesellschaft. Würzburg '97.*

Conklin. 1. *Nuclei and Cytoplasm in the intestinal cells of land Isopods. Contrib. zool. Lab. Pennsylvania. '97.*
2. *Embryology of Crepidula. Journ. of Morphology. '98.*
3. *The Astres in Fertilization and Cleavage. Science. '98.*
4. *Cleavage and Differentiation. Biol. lectures Wood's Hall. '98.*
5. *Protoplasme Movement as a Factor of Differentiation. Science. '99.*
6. *Centrosome and Sphaere in the Maturation, Fertilization and cleavage of Crepidula. Anat. Anz. '901.*

Crampton. *Studies upon the Early History of the Ascidian Egg. Journ. of Morphology. '900.*

Crato. 1. *Beitrag zur Kenntnis der Plasmastruktur. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. '92.*
2. *Die Physode als Organ des Zellenleibes. Ibid. '92.*
3. *Bau des Protoplasmas etc. Cohn's Beiträge z. Biol. der Pflanzen. '95.*

Debski. *Kernteilung bei Chara fragilis. Pringheim's Jahrbücher f. wiss. Bot. '97.*

Delage. 1. *La structure du protoplasma et les theories sur l'heredité et les grands problèmes de la biologie génerale, Paris '95. 2. Auflage '903.*
2. *Embryons sans noyau maternel. C. R. Ac. Sc. Paris '98.*
3. *Etudes sur la merogonie. Arch. zool. experimentale. '99.*
4. *Sur la maturation cytoplasmique et sur le déterminisme de la parthénogenèse experimentale. C. R. Ac. Sc. Paris '901.*
5. *Etudes experimentelles etc. chez les Echinodermes. Arch. Zool. expér. '901.*

Dierx. *Glandes pygéales des carabides. Cellule '99.*

Disse. *Ueber die Veränderungen der Epithelien in der Niere bei der Harnsekretion. Anat. Hefte. '92.*
Doflein. *1. Kernteilung bei Kentrochona. Zool. Anz. '96.*
2. Eibildung bei Tubularia. Z. f. wiss. Zool. '96.
3. Karyokinese des Spermakernes. Arch. f. mikr. Anat. '97.
4. Naturgeschichte der Protozoen. Zool. Jahrb. '97, '98.
5. Studien z. Naturgeschichte der Protozoen. Ibid. '900.
6. Ueber die Fortpflanzung von Noctilula. Zool. Jahrb. '901.
7. Das System der Protozoen. Arch. f. Protistenkunde. '902.
Drasch. *Der Bau der Giftdrüsen des gefleckten Salamanders. A. A. P. '94.*
Driesch. *1. Entwicklungsmechanische Studien. Z. f. wiss. Zool. '92, '93.*
2. Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft. '93.
3. Zur Analysis d. Potenzen embryonaler Organzellen. Arch. f. Entwicklungsmech. '95.
4. Von der Entwicklung einzelner Ascidienblastomeren. Ibid. '95.
5. Reizbarkeit d. Mesenchymzellen von Echinus. Ibid. '96.
6. Maschinentheorie d. Lebens. Biol. Cent. '96.
7. Taktische Reizbarkeit d. Mesenchymzellen von Echinus. Arch. f. Entwicklungsmech. '96.
8. Regulationsvermögen d. Organismen. Ibid. '97, '98.
9. Wert d. biologischen Experimentes. Ibid. '97.
10. Beendigung morphogenetischer Prozesse. Ibid. '98.
11. Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie d. Tiere. Ergebnisse von Merkel-Bonnet. '99 u. '901.
12. Studien ü. d. Regulationsvermögen d. Organismen. Arch. f. Entwicklungsmech. '900, '901.
13. Isolierte Blastomeren d. Echinidenkernes. Ibid. '901.
14. Kritisches und Polemisches etc. Biol. C. '901.
15. Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Arch. f. Entwicklungsmech. '99.
16. Die organischen Regulationen. Leipzig '901.
17. Die Seele als elementarer Naturfaktor. Leipzig '904.
Driesch u. Morgan. *Entwicklung einzelner Ctenophorenblastomeren. Arch. f. Entw.-mech. '95.*
Drüner. *1. Zur Morphologie der Centralspindel. Jenaische Zeitschrift für Naturw. Bd. '94.*
2. Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Ibid. Bd. '94.
Eberth u. Müller. *Untersuchungen über Pankreas. Z. f. w. Zool. '92.*
Ebner, v. *Ueber die Ursachen der Anisotropie organischer Substanzen. Leipzig '83.*
Eisen. *Spermatogenesis of Batrachoceps. Journ. of Morph. '900.*
Eismond. *1. Einige Beiträge zur Kenntnis der Attraktionssphären und d. Centrosomen. A. A. 91.*
2. Die »Zellplatte« bei d. Teilung d. tierischen Zelle. Arb. Zool. Inst. Warschau '97.
3. Die strahligen Strukturen und deren Beziehungen zum Centrosoma. Ibid. '97.
4. Sur la Structure des Chromosomes. Bibl. anatomique. '98.
5. Zur Frage über die Struktur des Protoplasma. Arb. Zool. Lab. Warschau '98.
6. Ueber die Natur der sog. kinetischen Centren der Zellen. Verh. anat. Gesellsch. '900.
Ellermann. *1. Ueber die Struktur der Darmepithelzellen von Helix. Anat. Anz. '99.*
2. Ueber die Schleimsekretion im Eileiter der Amphibien. Ibid. '900.
Endres. *Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. Arch. f. Entwicklungsmech. '96.*
Engelmann. *1. Neue Untersuchungen über d. mikroskopischen Vorgänge bei d. Muskelkontraktion. Pflüger's Arch. '73.*
2. Kontraktilität und Doppelbrechung. Ibid. '74.
3. Ueber die Bewegungen der Oscillarien und Diatomeen. Ibid. '79.
4. Plasmabewegung und Flimmerbewegung. Hermann's Handbuch d. Physiol. '79.
5. Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. Pflüger's Arch. '80.
5. Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung etc. Ibid. '81.
7. Ueber den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen etc. Ibid. '82.
8. Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen. Ibid. '82.
9. Bacterium photometricum. Ibid. '82.
10. Ursprung der Muskelkraft. Leipzig '93.
Entz. *Die elastischen und kontraktilen Elemente d. Vorticellen. Math. naturw. Berichte. Ungarn '92.*
Erlanger, v. *1. Die neuesten Ansichten über die Zellteilung. Zool. C. '96.*
2. Zur Befruchtung des Ascariseies nebst Bemerkungen über die Struktur des Protoplasmas und des Centrosomas. Z. A. '96.

3. Ueber Spindelreste und den echten Nebenkern. Zool. Centralbl. '97.
4. Ueber die sog. Sphäre in den männlichen Geschlechtszellen. Ibid. '97.
5. Beiträge zur Kenntnis des Protoplasmas. A. f. m. A. '97.
6. Ueber die Spindelbildung in den Zellen der Cephalopodenkeimscheibe. Biol. C. '97.
7. Ueber die Befruchtung des Seeigeleies. Ibid. '98.
8. Befruchtung und erste zwei Teilungen an den lebenden Eiern der Nematoden. Ibid. '97.

Eve. *Sympathetic nerve Cells etc. Journ. of Physiol. '96.*

Faggioli. *Di alcune azioni chimice studiate sulle Protozoe. Atti Soc. Ligustica etc. '93, '94.*

Farmer. *1. On nuclear division of the pollen-mother cell of Lilium Martagon. Ann. Bot. '93.*
2. Studies in Hepaticae. Ibid. '93.
3. Ueber Kernteilung in Lilium-Antheren, besonders in bezug auf die Centrosomenfrage. Flora. '95.
4. On Spore-formation and Nuclear-Division in the Hepaticae. Ann. Bot. '95.

Félicine. *Die Beziehungen zwischen den Zellen u. d. Gefäßsystem in der Nebenniere. Arch. f. mikr. Anat. '903.*

Fick, A. *Bemerkungen zum Aufsatz von Engelmann »Ueber den Umfang der Muskelkraft«. Pflüger's Arch. '93.*

Fick, R. *1. Ueber die Reifung und Befruchung des Axolotleies. Z. w. Z. '93.*
2. Bemerkungen zu M. Heidenhains Spannungsgesetz. A. f. A. '97.

Fischel. *1. Ueber vitale Färbung von Echinodermeiern während ihrer Entwicklung. Anat. Hefte. '99.*
2. Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. Arch. f. Entwicklungsmech. '97.

Fischer. *1. Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena '97.*
2. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena '99.

Flemming. *1. Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig '82.*
2. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. A. m. A. '87.
3. Zelle. Ergebnisse von Merkel-Bonnet. '91—'97.
4. Attraktionssphären und Centralkörper in Gewebs- und Wanderzellen. A. A. '91.
5. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. A. f. m. A. '91.
6. Zur Mechanik der Zellteilung. A. f. m. A. '95.
7. Ueber die Entwicklung der kollagenen Bindegewebsfibrillen. A. f. A. '97.
9. Ueber Zellstrukturen. Verh. d. Anat. Gesellsch. '99.

Fol. *Le quadrille des Centres. Arch. des sciences phys. et nat. '91.*

Foot. *1. Yolk-nucleus and Polar Rings. J. of Morph. '96.*
2. The Origin of the Cleavage Centrosomes. Ibid. '97.

Francotte. *Recherches sur la maturation etc. chez les Polycedes. Mem. cour. Acad. Sci. Belg. '97.*

Frenzel. *Die Mitteldarmdrüse des Flußkrebses und die amitotische Zellteilung. A. m. A. '93.*

Friedenthal. *Ueber Resorption. Arch. f. Physiol. '900.*

Fromann. *1. Zur Lehre von der Struktur der Zellen. Jen. Zeitschrift. '75.*
2. Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen und Reaktionen tierischer und pflanzlicher Zellen. Ibid. '84.

Fuchs. *Ueber das Epithel im Nebenhoden der Maus. Anat. Hefte. '902.*

Fürst. *Ueber Centrosomen bei Ascaris. A. m. A. '98.*

Galeotti. *1. Ueber experimentelle Erzeugung von Unregelmäßigkeiten des karyokinetischen Prozesses. Ziegler's Beiträge zur path. Anat. '93.*
2. Ueber die Granulationen in den Zellen. Intern. Monatsschr. Anat. Phys. '95.

Gallardo. *1. La Carioquinesis. Ann. Soc. Cientif. Argentina. '96.*
2. Significado Dinamico de las Figuras Carioceneticus. Ibid. '97.
3. L'interpretation dynamique de la Karyokinèse. C. R. Soc. Biol. '900.
4. Les croisements des radiations polaires et l'interpretation dynamique des figures de Karyokinèse. C. R. Soc. Biol. '901.

Gardiner. *The Growth of the Ovum etc. . . in Polychoerus. J. of Morph. '98.*

Garnier. *1. Structure et fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Rôle de l'ergastoplasme dans la sécretion. Journ. d'Anatomie. '99.*
2. Considerations generales sur l'ergastoplasme. Journ. di phys. et path. '900.

van Gehuchten. *1. Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la ptychoptera contaminata. La Cellule. '90.*
2. Sur l'excretion cellulaire. Ibid. '91.
3. Anatomie fine de la cellulle nerveuse. Ibid. '97.

Gerard. *L'ovocyte de premier ordre de prostheceraeus vitatus. La Cellule. '901.*

Gerassimow. *1. Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. Bull. Soc. Imp. Nat. Moskau. '92.*
2. Erhaltung kernloser Zellen. Ibid. '97.
3. Ueber die Lage und Funktion des Zellkernes. Ibid. '900.
4. Ueber den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zellen. Ibid. '901.
Giardina. *1. Origine dell' oocite e de la cellule nutrici di Dytricus. Int. Monatsschrift Anat. Phys. '901.*
2. Note sul meccanismo della fecondatione e della divisione cellulare etc. Anat. Anz. '902.
3. Sulla cambiamento di forma etc. del Nucleo. Ibid. '903.
Gilson. *Cellule musculo glandulaires . . . de l'Owenia etc. La Cellule. '98.*
Godlewski. *1. Ueber Kernvermehrung in den quergestreiften Muskelfasern der Wirbeltiere. Anz. Akad. Krakau. '900.*
2. Die Entwicklung des Skelet- und Herzmuskelgewebes der Säuger. Ibid. und Arch. f. m. A. '901.
3. Regulationsvorgänge bei Tubularia mes. Archiv f. Entwicklungsmech. '904.
4. — und **Gast.** *Regulationserscheinungen bei Pennaria Cavolinii. Ibid. '903.*
Golgi. *Sur la structure des cellules nerveuses. Arch. ital. de Biol. '98.*
Göppert. *Kernteilung durch indirekte Fragmentierung etc. Arch. f. mikr. Anat. '91.*
Grassi. *Studi di uno zoologo nella malaria. Mem. R. Accad. Lincei. '900.*
Greeff. *1. Ueber den Organismus der Amöben, insbesondere die Anwesenheit motorischer Fibrillen etc. Biol. Cent. '90.*
2. Ueber Erdamöben. Ibid. '91.
Greenwood. *1. On the retractile Cilia in Lumbricus. J. of Phys. '92.*
2. On the constitution and mode of formation of »food vacuoles« in Infusoria etc. Philos. Transact. Roy. Soc. London. '94.
Grégoire. *Les Cinèses polliniques dans les Liliacées. Bot. Centralbl. '99. La Cellule. '99.*
Griffin. *1. The History of the Achromatic Structures in the Maturation and Fertilisation of Talassema. Trans., N.-York. Acad. Sc. '96.*
2. Studies on the Maturation, Fertilization and Cleavage of Thalassema and Zirphaea. Journ. of Morph. '93.
Gruber. *1. Ueber Kern und Kernteilung bei den Protozoen. Z. w. Z. '84.*
2. Ueber künstliche Teilung bei Infusorien. Biol. Centr. '85.
3. Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. Naturforsch.-Ges. Freiburg. '86.
4. Mikroskopische Vivisektion. Ibid. '93.
5. Weitere Beobachtungen an vielkernigen Infusorien. Ibid. '97.
Guignard. *1. Sur l'existence des „sphères attractives" dans les cellules vegetales. C. R. Ac. Sc. '91.*
2. Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. Sci. Nat. Bot. '98.
Gurwitsch. *1. Studien über Flimmerzellen. Arch. mikr. Anat. '900.*
2. Idiozom im Ovarialei der Säuger. Ibid. '901.
3. Ueber Haarbüschel in den Epidydimiszellen des Menschen. Ibid. '902.
4. Zur Morphologie und Physiologie der Nierentätigkeit. Arch. f. d. gesamte Physiologie '902.
Haberlandt. *Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena '87.*
Haeckel. *1. Die Moneren. Jenaische Zeitschr. '68.*
2. Studien über Moneren und andere Protisten. Leipzig '70.
Haecker. *1. Die Eibildung bei Cyclops und Canthocampus. Zool. Jahrb. '92.*
2. Ueber den heutigen Stand der Centrosomenfrage. Verh. Zool. Ges. '94.
3. Keimbahn des Cyclops. A. m. A. '97.
4. Ueber vorbereitende Furchungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Verh. Zool. Ges. '98.
5. Praxis und Theorie der Zellen etc. Jena '99.
Halliburton. *The chemical Physiology of the Cell. Brit. med. Journal. '93.*
Hammar. *1. Ueber eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren. A. m. A. '97.*
2. Sekretionserscheinungen im Nebenhoden des Hundes. Arch. f. Anat. '97.
Hammarsten. *1. Zur Kenntnis der Nukleoproteide. Zeitsch. phys. Chemie.*
2. Lehrbuch der physiologischen Chemie. 5. Aufl. '99.
Hardy. *On the Structure of Cell-Protoplasm. Journ. Physiol. '99.*
Harper. *1. Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten. Jahrb. wiss. Botanik. '96.*
2. Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Ibid. '97.

Harrington. *Calciferous Glands of the Earthworm. J. of M.* '99.
Heidenhain, M. *1. Ueber Kern- und Protoplasma. Festschrift f. Koellicker. Leipzig* '93.
2. Neue Untersuchungen über Centralkörper etc. A. m. A. '94.
3. Cytomechanische Studien. Arch. f. Entwicklungsmech. '98.
4. Ein neues Modell zum Spannungsgesetz. Verh. anat. Gesellsch. '96.
5. Ueber die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen. Morph. Arb. '96.
6. Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz centrierter Systeme. Ibid. '97.
7. Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryo etc. Ibid. '97.
8. Ueber Plasmaströmungen etc. Sitzb. Med.-Phys. Gesellsch. Würzburg. '97.
9. Ueber die Struktur von Darmepithelzellen. A. f. mikr. Anat. '99.
10. Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anz. '99.
11. Ueber die erste Entstehung der Schleimpfröpfe beim Oberflächenepithel des Magens. Ibid. '900.
12. Ueber die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen des Proteus etc. Ibid. '900.
13. Ueber die Struktur der kontraktilen Materie. Ergebnisse Merkel-Bonnet. '99 u. '901.
Heidenhain, R. *Handbuch der Physiologie von Hermann. Physiologie der Drüsen.* '88.
Heider *vgl.* **Korschelt.**
Heitzmann. *1. Untersuchungen über das Protoplasma. Wiener Sitz.-Bericht.* '73.
2. Mikroskopische Morphologie des Tierkörpers. '83.
Held. *1. Beiträge zur Struktur der Nervenzellen etc. A. f. A.* '95.
2. Struktur der Nervenzellen etc. Ibid. '95.
3. Beobachtungen am tierischen Protoplasma. Ibid. '99.
Henneguy. *1. Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journ. anat. et physiol.* '91.
2. Le corps vitellin de Balbiani. Ibid. '93.
3. Leçons sur la cellule. Paris '96.
4. Sur les rapports des cils vebratils avec les centrosomes. Arch. Anat. Mikr. '98.
Henry. *Etude histologique de la fonction secrétoire de l'epididyme chez les vertebrés superieurs. Arch. d'Anat. micr.* '900.
Herfort. *Die Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon fluviatilis. Arch. f. m. A.* '900.
Herlitzka. *1. Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeri nell' uove di Tritone. Arch. Entwicklungsmech.* '95.
2. Differenziazione cellulare nello sviluppo. Ibid. '97.
Hermann. *1. Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. A. f. m. A.* '91.
2. Urogenitalsystem etc. Ergebnisse (Merkel-Bonnet). '92.
3. Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. A. m. A. '97.
Hertwig, O. *1. Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morph. Jahrb.* '75. '77. '78.
2. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. A. m. A. '90.
3. Experimentelle Studien am tierischen Ei etc. Jen. Zeitschr. '90.
4. Die Zelle und die Gewebe. Jena '93 u. '98.
5. Zeit- und Streitfragen der Biologie. '94.
6. Beiträge zur experimentellen Morphologie etc. Arch. f. mikr. Anat. '95.
7. Ueber den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung etc. Arch. f. m. A. '93.
8. Ueber einige durch Centrifugalkraft am Froschei hervorgerufene Veränderungen. Arch. f. m. A. '98.
Hertwig, O. u. R. *Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jen. Zeitschrift.* '87.
Hertwig, R. *1. Ueber Konjugation der Infusorien. Abh. d. bayr. Akad.* '89.
2. Ueber Befruchtung und Konjugation. Verh. zool. Gesellsch. '92.
3. Ueber Centrosoma und Centralspindel. Sitz.-Ber. Morph.-Phys. München. '95.
4. Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift f. Gegenbaur. '96.
5. Ueber die Bedeutung der Nukleolen. Sitzb. Ges. Morph. Phys. München. '97.
6. Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphärium. Abh. bayr. Akad. München. '98.
7. Encystrierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris. Festschrift f. Kupffer. '99.
8. Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenkunde. '902.
9. Ueber Korrelation von Zell- und Kerngröße etc. Biol. Centr. '902.
Hill. *Notes on the Fecundation of the Egg of sphaerechinus granularis etc. Quart. Journ. of micr. Sc.* '95.

Hirasé. *Etudes sur la Fecondation et l'embryogénese de Gingko. Journ. Coll. Sc. Tokio. '98.*
His. *1. Unsere Körperform. Leipzig '72.*
2. Studien am Salmonidenkeim. Abh. d. sächsischen Gesellschaft. '98. '99.
3. Das Prinzip der organbildenden Bezirke etc. Arch. f. Anat. '901.
Höber. *Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe. Leipzig '902.*
Hodge. *1. A microscopical Study of Changes due to functional Activity in Nerve Cells. Journ. of Morph. '93.*
2. A microscopical Study of the Nerve Cell during electrical Stimulation etc. Journ. of Morph. '94.
3. Nerve cell during stimulation. Trans. panam. med. Congress Washington. '96.
Hofer. *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. '89.*
Hofmeister. *Die chemische Organisation der Zelle. Vortrag. Braunschweig '902.*
Hoffmann, R. *Ueber Zellplatten. Zeitsch. f. wiss. Zool. '98.*
Holmgren. *1. Mitteilungen über die Spinalganglienzellen der Selachier. Anat. Anz. '98.*
2. Bau der Nervenzellen. Anat. Hefte. '99.
3. Weitere Mitteilungen über die Saftkanälchen der Nervenzellen. Anat. Anz. '900.
4. Studien in der ferneren Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte. '900.
5. Beiträge zur Morphologie der Zelle. Anat. Hefte. '901.
6. Referat in Merkel-Bonnet's Ergebnissen. '902.
Hörmann. *Protoplasmabewegung bei den Characeen. Jena '98.*
Houssay. *Le rôle des phénomènes osmotiques dans la division cellulaire. Anat. Anz. '98.*
Hoyer. *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Konjugation des Infusors Colpidium colpoda. Arch. f. mikr. Anat. '99.*
Hute. *1. On some Proteid Crystalloid etc. Cellule '95.*
2. Changes in the Cell-Organs of Drosera produced by Feeding with Egg-albumen. Quart. Journ. '97.
3. Cytological Changes produced in Drosera etc. Ibid. '99.
Ikeno. *1. Zur Kenntnis des sog. centrosomaähnlichen Körpers im Pollenschlauche der Cycaden. Flora. '98.*
2. Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane etc. bei Cycas. Journ. Col. Sciene. Tokio '98.
Ischikawa. *1. Studies of reproductive Elements: II. Noctiluca miliaris. Journ. College of Sc. Imp. Univ. Tokio. '94.*
2. Further Observations on the Nuclear Division of Noctiluca. Ibid. '99.
Jennings. *Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms*
1. I. Journ. Physiol. '97.
2. II. Americ. Journ. of Physiol. '99.
3. III. Amer. Naturalist. '99.
4. IV. Americ. Journ. of Physiol. '99.
5. V. Ibid. '900.
6. The Psychology of a Protozoon. Americ. Journ. of Psychology.
Jensen. *1. Ueber individuelle physiologische Unterschiede zwischen Zellen der gleichen Art. Arch. f. d. ges. Phys. '95.*
2. Untersuchungen über Protoplasmamechanik. Ibid. '901.
Johnson. *A Contribution to the Morphology and Biology of the Stentors. Journ. of Morphology. '93.*
Jordan. *The Habits and Development of the Newt. Journ. of Morph. '93.*
Joseph. *Beiträge zur Centrosomen- und Flimmerzellenfrage. Arb. Wiener zool. Inst. '901.*
Jouvenel. *Recherches sur les glandes salivaires. Thèse de Lyon. '901.*
Kasanzeff. *Experimentelle Untersuchungen an Paramaecium. Inaug.-Diss. Zürich. '99.*
Keuten. *Die Kernteilung von Euglena viridis. Z. w. Zool. '95.*
Klaatsch. *Die Intercellularstrukturen an der Keimblase des Amphioxus. Berl. Sitz.-Berichte. '98.*
Klebs. *Flagellatenstudien. Z. f. w. Zool. '93.*
Klein. *Observations on the Structure of Cells and Nuclei. Quart. Journ. of m. Sc. '78. '79.*
Klemenciewicz. *1. Weitere Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Wanderzellen, Phagocyten und Eiterzellen. Ziegler's Beiträge. '902.*
2. Ueber Mitose und Amitose. Ibid. '903.
Klinkowström. *Beiträge zur Kenntnis der Eireife und Befruchtung bei Prostheceraeus. A. m. A. '97.*
Koellicker, v. *1. Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. '89.*
2. Die Energiden von Sachs etc. Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg. '97.
Kolossow. *Untersuchungsmethode des Epithelgewebes. Arch. f. m. A. '98.*
Kölsch. *Ueber Zerfließungserscheinungen bei Infusorien. Zool. Jahrbücher. '901.*

Kolster. *1. Ueber das Vorkommen von Centralkörpern in den Nervenzellen von Cottus scorpius. Anat. Anz. '900.*
2. Ueber Centrosomen und Sphären in menschlichen Vorderhornzellen. Deutsche Zeitschrift Nervenheilk. '901.
3. Ueber Centralgebilde in Vorderhornzellen der Wirbeltiere. Anat. Hefte. '901.
Kopsch. *Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und anderen Zellen mittels Osmiumsäure. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin '902.*
Korff, v. *Weitere Beobachtungen über das Vorkommen V-förmiger Centralkörper. Anat. Anz. '901.*
— siehe **Meves.** *'901.*
Korschelt. *1. Beiträge zur Morphologie u. Physiologie d. Zellkernes. Zool. Jahrb. '89.*
2. Ueber Kernteilung etc. bei Ophryotrocha puerilis. Z. w. Z. '95.
3. Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. m. A. '96.
4. Zellmembranen in den Spinndrüsen der Raupen. Ibid. '96.
5. — und **Heider.** *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere. '901.*
Kossel. *1. Ueber die chemische Zusammensetzung der Zelle. Arch. Anat. u. Phys. '91.*
2. Ueber die Nukleinsäure. Ibid. '93.
3. Ueber die basischen Stoffe des Zellkernes. Zeitschr. Phys. Chem. '96.
Kostanecki, v. *1. Ueber Centralspindelkörperchen bei karyokinetischer Zellteilung. Anat. Hefte. '92.*
2. Kernteilung bei Plasmazellen etc. Ibid. '92.
3. Gestalt der Centrosomen im befruchteten Seeigelei. Ibid. '96.
4. u. **Siedlecki.** *Centrosoma und Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat. '96.*
5. Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose etc. Ibid. '97.
6. u. **Wierzejski.** *Achromatische Substanzen im befruchteten Ei. Ibid. '96.*
Krehl. *Ein Beitrag zur Fettresorption. Arch. f. Anat. '91.*
Kühne. *Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig '64.*
Kupffer. *1. Die Energiden und paraplastische Bildungen. Rektoratsrede, München '96.*
2. Sternzellen der Leber. A. f. m. A. '99.
Laguesse. *Sur les paranuclei et le mécanisme propable de l'ébaration dans la cellule pancréatique de la salamandre. 13 Congrès internat. de med. Paris '901.*
Langley. *On the histology of the mucous sulivary glands etc. Journ. of Physiol. '89.*
Launoy. *Les phenomènes nucleaires de la secretion. Arch. de sc. nat. Zool. '903.*
Lauterborn. *Protozoenstudien.*
1. I. Zeitschrift f. wiss. Zool. '95.
2. II. Ibid. '95.
3. Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig '96.
Lawdowsky. *Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den tierischen und pflanzlichen Zellen. Anat. Hefte. '94.*
Lebrun *vgl.* **Carnoy.**
Lenhossek, v. *1. Centrosomen und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Arch. f. m. A. '95.*
2. Zur Kenntnis der Zwischenzellen des Hodens. A. f. Anat. '97.
3. Ueber Flimmerzellen. Verh. d. Anat. Ges. '98.
4. Centralkörper in den Zwischenzellen des Hodens. Bibl. anat. '99.
5. Mikrozentrum der glatten Muskelfasern. Anat. Anz. '99.
Levi. *Sulla cariocenesi delle cellule nervose. Riv. patol. nerv. e ment. '98.*
Leydig. *Zelle und Gewebe. Bonn '85.*
Lilienfeld. *1. Ueber die Verwandtschaft d. Zellelemente zu gewissen Farbstoffen. Verh. phys. Ges. Berlin '92, '93.*
2. Ueber die Wahlverwandtschaft d. Zellelemente zu Farbstoffen. A. A. P. '93.
Lillie. *1. Centres of the first Cleavage Spindle in Unio. Science '97.*
2. Smallest parts of Stentor capable of regeneration. Journ. of Morph. '97.
3. The Organisation of the egg of Unio etc. Ibid. '901.
4. Differentiation without cleavage. Arch. f. Entwicklungsmech. '902.
Limon. *La glande mammaire etc. Arch. d'Anat. microsc. '903.*
Loeb, J. *Beiträge zur Entwicklungsmechanik der aus einem Ei entstehenden Doppelbildungen. A. f. Entwicklungsmech. '94.*
2. Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? Ibid. '99.
3. On the nature of the princip of fertilisation and the artificial productions of normal plutei etc. Amer. Journal of Physiol. '99. Arch. f. Entwicklmech. '99.
4. Further experiments of artificial Parthenogenesis. Amer. Journal of Phys. '900.
London. *1. Contribution à l'étude des corpuscules centraux. Arch. d. sc. biol. Petersb. '99.*
2. Les corpuscules centraux dans les cellules sexuelle set sarcomateuses. Ibid. '900.

Lugaro. 1. *Sulle modificationi delle cellule nervose nei diversi stati funzionali. Lo Sperimentale.* '95.

2. *Sul valore rispettivo della parte cromatica e della acromatica nel citoplasma della cellule nervose. Rivista di patologia nervosa e mentale.* '96.

Lukjanoff. 1. *Les modifications du volume des noyaux des cellules hépatiques. Arch. sc. biol. Petersb.* '98.

2. *De l'influence du jeune absolu sur les dimensions des noyaux de l'épithelium renal. Ibid.* '99.

Maas. *Reifung und Befruchtung bei Spongien. Anat. Anz.* '99.

Macallum. 1. *Morphology and physiology of the Cell. Toronto Studies.* '91.

2. *On the Distribution of assimilated iron compounds etc. Pr. of the R. Society.* '95.

3. *Distribution of assimilated iron compounds. Q. J. m. Sc.* '97.

4. *Micro-chemistry of nerve-cells. British. med. Journ.* '98.

5. *On the Cytology of non-nucleated Organismus. Toronto Studies.* '900.

Macfarland. *Celluläre Studien an Molluskeneiern. Zool. Jahrb. Anat. Abt.* '97.

Magnus. *Mitt. Zool. Station. Neapel* '902.

Malfatti. *Beiträge zur Kenntnis der Nucleine. Z. Phys. Chem.* '91.

Mann. *On the Changes in Newts Cells due to functional Activity. Report of the Meeting of the British Association.* '94.

Mathews. 1. *A Contribution to the Chemistry of Cytological Staining. Am. Journ. Phys.* '98.

2. *The Changes in structure of the pancreas Cells. Journ. of Morph.* '900.

Maupas. 1. *Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires Ciliées. Arch. Zool. expérimentale.* '88.

2. *Le rajeunissement Karyogamique chez les Ciliés. Ibid.* '89.

Maximow. *Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen. Arch. f. mikr. Anat.* '901.

Mayer, N. H. *Ueber den Wimperapparat der Infusorien. Arch. f. Protistenkunde.* '902.

Mead. *Origin of the Egg Centrosomes. Journ. of Morph.* '97.

Melissinos u. Nicolaides. *Ueber die mikroskopischen Erscheinungen d. Pankreaszelle bei der Sekretion. Centr. phys.* '86.

Mertens. *Recherches sur la signification du corps vitellin de Bulbiani dans l'ovule des mammifères et des oiseaux. Arch. de Biologie.* '94.

Metschnikoff. 1. *Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Tieren. Arb. d. Zool. Inst. in Wien.* '83.

2. *Recherches sur la digestion intracellulaire. Ann. Inst. Pasteur.* '89.

Metzner. *Beiträge zur Granulalehre. A. f. Anat.* '94.

Meunier. *Le nucleole des Spirogyra. La Cellule.* '88.

Meves. 1. *Ueber eine Art d. Entstehung ringförmiger Kerne etc. Inaug. Diss. Kiel* '92.

2. *Ueber die Zellen des Sesambeines der Achillessehne. A. f. m. A.* '95.

3. *Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen der Salamandra. Ibid.* '90.

4. *Struktur der Kerne in den Spinndrüsen des Raupen. Ibid.* '97.

5. *Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. A. A.* '97.

6. *Histogenese der Samenfäden von Salamandra. A. f. m. A.* '97.

7. *Zellteilung — Referate in den Ergebnissen von Merkel-Bonnet.* '98, '99.

8. *Verhalten der Centralkörper bei der Histogenese der Samenfäden. A. A.* '92.

9. *Ueber den Einfluß der Zellteilung auf den Sekretionsvorgang. Festschrift für Kupffer.* '99.

10. *Ueber die von la Valette St. George entdeckten Nebenkerne etc. Arch. f. m. A.* '900.

11. — *und v.* **Korff.** *Zur Kenntnis der Zellteilung bei Myriopoden. Ibid.* '901.

Michaelis. *Die vitale Färbung, eine Darstellungsmethode der Zellgranula. Arch. f. m. A.* '900.

Miescher. *Physiologisch-chemische Untersuchungen über Lachsmilch. Arch. Exp. Path. u. Pharm.* '96.

Moll. *Observations sur la caryocinèse chez les Spirogyra. Arch. neerlandaises de sc. exactes etc.* '94.

Montgomery. *Comparative cytological studies. Journ. of Morph.* '99.

Moore. *On the structural Changes in the reproductive Cells of Elasmobranches. Q. J. M. Sc.* '95.

Morgan. 1. *Half Embryos and whole Embryo from one of the first two Blastomeres of tho Frog's Egg. A. A.* '95.

2. *Artificial Astrosphaeres. A. f. Entwicklungsmech.* '96.

3. *Experimental Studies of the Regeneration of Planaria mac. Ibid.* '98.

4. *Action of Salt-Solutions on the unfertilized and fertilized Eggs etc. Ibid.* '99.

5. *Regeneration of proportionals structures in Stentor. Biol. Bull.* '901.

Moritz vgl. **Biedermann.**
Moszkowski. *Zur Richtungskörperbildung von Ascaris meg. A. f. m. A.* '901.
Mottier. 1. *Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Pringsheim's Jahrbuch wiss. Bot.* '97.
2. *Das Centrosom bei Dictyota. Ber. d. bot. Gesellsch.* '98.
Mouret. *Contribution à l'étude des cellules glandulaires. Journ. d'Anat. et phys.* '95.
Mraček vgl. **Veydowsky.**
Müller, E. *Drüsenstudien. Arch. f. Anat.* '96 u. '98.
Naegeli. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.* '84.
Nassonow. *Zur Kenntnis der phagocytären Organe bei den parasitischen Nematoden. Arch. f. m. A.* '900.
Nathanson. *Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrb. wiss. Bot.* '900.
Nauwerk. *Amitotische Kernteilung der Leberzellen. A. A.* '98.
Negri. *Ueber die feinere Struktur der Zellen mancher Drüsen bei Säugetieren. Verh. Anat. Gesellsch.* '900.
Nelis. 1. *Un nouveau détail de structure du protoplasme des cellules nerveuses etc. Bull. Acad. R. Belgique.* '99.
2. *L'apparition du centrosome dans les cellules nerveuses au cours de l'infection rabique. Le Nevraxe.* '900.
Nemeč. 1. *Die Ausbildung der achromatischen Kernteilungsfigur etc. Bot. Centralbl.* '98.
2. *Physiologie der Kern- und Zellteilung. Ibid.* '99.
3. *Kern- und Zellteilung bei Solanum. Flora.* '99.
4. *Neue cytologische Untersuchungen. Fünfstück's Beiträge.* '900.
5. *Ueber experimentell erzielte Neubildung von Vakuolen. Sitz.-Ber. d. böhm. Gesellsch.* '900.
6. *Ueber centrosomaähnliche Gebilde. Ber. bot. Gesellsch.* '901.
Nemilow. *Zur Frage der amitotischen Teilung der Zellen. Anat. Anz.* '902.
Nemser. *Sur la manière de se comperter des nucleines dans l'inanition des cellules. Arch. des sc. biol. Petersb.*
Nicolaides vgl. **Melissinos.**
Nicolas. 1. *Recherches sur l'épithelium de l'intestin grèle. Intern. Monatsschrift Anat. u. Phys.* '91.
2. *Les éléments des canalicules du rein primitif etc. Ibid.* '91.
Niessing. 1. *Centralkörper und Sphäre im Samenkörper der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat.* '99.
2. *Zellstudien. Ibid.* '99.
Nissl. *Ueber die sog. Granula der Nervenzellen. Neur. C.* '94.
Noll. *Morphologische Veränderungen der Tränendrüse bei der Sekretion. Arch. f. m. A.* '901.
Norman. *Experiments on Sea-urchin Eggs etc. Arch. f. Entwicklungsmech.* '96.
Nussbaum. *Ueber die Teilbarkeit der lebenden Materie. Arch. f. m. A.* '86 u. '89.
Ogata. *Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Sekretion. Arch. f. Physiol.* '83.
Oppel. *Verdauungsapparat. Referate in Ergebnissen von Merkel-Bonnet.* '97—'901.
Osterhout. *Karyokinetische Spindel bei Equisitum. Jahrb. wiss. Botanik.* '97.
Overton. 1. *Ueber die osmotischen Eigenschaften der Zelle. Vierteljahrsschrift d. Naturforsch.-Ges. Zürich.* '95.
2. *Ueber die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle. Ibid.* '99.
3. *Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle. Jahrb. wiss. Bot.* '901.
Paneth. *Ueber die sezernierenden Zellen des Dünndarmepithels. Arch. f. mikr. Anat.* '88.
Paulmier. *Spermatogenesis in Anasa tristis. Journ. of Morph.* '99.
Pénard. 1. *Sur quelques Protistes voisins des Héliozoaires ou des Flagellates. Arch. f. Protistenkunde.* '903.
2. *Notice sur les Rhizopodes du Spitzberg. Ibid.* '903.
3. *La multicilia lacustris et ses flagelles. Revue suisse de Zoologie.* '903.
Pensa. *Osservazione sulla struttura delle cellule cartilaginee. Rend. R. Ist. Lomb.* '901.
Peter. *Das Centrum für Flimmer- und Geißelbewegung. A. A.* '99.
Pewsner. *Ueber Saftkanälchen in den centralen Ganglienzellen. Anat. Anz.* '903.
Pfeffer. 1. *Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. aus d. bot. Institut Tübingen.* '85.
2. *Ueber chemotaktische Bewegungen der Bakterien etc. Ibid.* 86.
3. *Ueber Aufnahme von Anilinfarben etc. Ibid.* '86.
4. *Zur Kenntnis der Plasmahaut und Vakuolen etc. Abh. Sächs. Gesellsch.* '90.
5. *Ueber Aufnahme und Abgabe ungelöster Körper. Ibid.* '90.
6. *Handbuch der Pflanzenphysiologie. 2. Auflage.* '97.

7. Ueber die Erzeugung und physiologische Bedeutung der Amitose. Ber. königl. sächs. Ges. '99.

Pfitzner. *1. Die Epidermis der Amphibien. Morph. Jahrb. '80.*
2. Ueber den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierung des Zellkernes. Ibid. '81.
3. Zur morphologischen Bedeutung des Zellkernes. Ibid. '85.
4. Zur Kenntnis der Kernteilung bei den Protozoen. Ibid. '85.

Pflüger. *1. Ueber die physiologische Verbrennung. Arch. f. Physiol. '75.*
2. Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. Ibid. '84.

Phisalix-Picot. *Recherches embryologiques histologiques etc. sur les glandes à venin etc. Thèse de Paris. '900.*

Platner. *1. Ueber die Entstehung des Nebenkernes etc. Arch. f. m. A. '86.*
2. Die Entstehung und Bedeutung der Nebenkerne im Pankreas. Ibid. '89.

Plenge. *Ueber die Verbindungen zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmzellen etc. Verh. med.-nat. Gesellsch. Heidelberg. '99.*

Poirault. *Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires. Ann. sc. nat. '94.*

Polowzow. *Ueber eigentümliche kontraktile Fasern in einer Flimmerepithelienart. Arch. f. mikr. Anat. '903.*

Prénant. *1. Sur le protoplasma supérieur. Journ. d'Anatomie. '98. '99.*
2. Cils intracellulaires dans les éléments visuels des Hirudinées. Arch. d'Anat. micr. '99.
3. Cellules trachéales des oestres. Ibid. '900.

Prowazek. *1. Amöbenstudien. Biol. Centralblatt. '97.*
2. Protozoenstudien. Arb. zool. Instit. Wien. '99.
3. Beitrag zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen. Arch. f. Protistenkunde. '903.
4. Die Encystierung bei Dileptus. Ibid. '903.
5. Degenerative Hypertrophien bei den Protozoen. Ibid. '903.
6. Flagellatenstudien. '903.
7. Kernteilung bei Entosiphon. Ibid. '903.

Przesmycki. *Ueber die intravitale Färbung des Zellkernes. Biol. Centralblatt. '99.*

Pugnot. *1. Des modifications histologiques des cellules nerveuses dans l'état de fatigue. C. R. 13 Congres internat. '900.*
2. La biologie de la cellule nerveuse etc. Biol. anat. '901.

Pütter. *Ueber Flimmerzellen. Referat in den Ergebnissen der Physiologie. '902.*

Quincke. *Ueber Protoplasmabewegung und verwandte Erscheinungen. Tag. d. 62. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte. '89.*

Rabl, C. *1. Ueber Zellteilung. Morph. Jahrb. '84.*
2. Idd. Anat. Anz. '89.
3. Bau und Entwicklung der Linse. Z. f. w. Z. '99—'900.

Ranvier. *Traité technique d'histologie. 2. Ed. '87.*

Rath, vom. *1. Ueber die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zool. Anz. '91.*
2. Ueber die Konstanz der Chromosomenzahl bei Tieren. Biol. Cent. '94.
3. Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen von Aniloera etc. Z. w. Z. '95.

Rawitz. *Centrosoma und Attraktionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. Arch. f. m. A. '95.*

Reinke, F. *1. Zellstudien. Arch. f. m. A. '94.*
2. Beiträge zur Histologie des Menschen. Ibid. '96.
3. Ueber den mitotischen Druck. Archiv f. Entwicklungsmech. '900.
4. Zum Beweise der trajektionellen Natur der Plasmastrahlungen. Ibid. '900.

Reinke, J., u. Rodewald. *1. Studien über das Protoplasma. Unters. aus d. bot. Inst. Göttingen. '81.*
2. Einleitung in die theoretische Biologie. '901.

Retzius. *Zur Frage von den freien Nervenendigungen und anderen Strukturverhältnissen in den Spinalganglien. Biol. Untersuchungen. '900.*

Regaud. *1. La pretendue division directe des spermatides chez les mammifères. C. R. Soc. Biol. '900.*
2. Quelques détails sur la division amitotique etc. Verh. anat. Gesellsch. '900.
3. La sécrétion liquide de l'épithelium surrénal. C. R. Soc. biol. '900.
4. Les phénomènes sécrétoires du testicule etc. Ibid. '900.

Rhumbler. *1. Versuch einer mechanischen Erklärung der Zellteilung. Arch. f. Entwicklungsmech. '96.*
2. Die Strahlen der Astrosphäre, stemmen oder ziehen sie? Ibid. 97.
3. Die Mechanik der Zelldurchschnürung nach Meves. Ibid. '98.

4. *Verschmelzungen bei Rhizopoden. Biol. Centr.* '98.
5. *Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. Entwicklungsmech.* '98. '99.
6. *Allgemeine Zellmechanik. Ergebnisse von Merkel-Bonnet.* '99.
7. *Untersuchungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas etc. Zeitschr. f. allg. Physiol.* '902.

Rolett. *Untersuchungen über den Kontraktionsvorgang der quergestreiften Muskelfaser. Wiener Druckschriften.* '901.

Rothert. *Untersuchungen über taetische Erscheinungen etc. Flora.* '901.

Roux, W. 1. *Gesammelte Abhandlungen. Leipzig* '95.
2. *Ueber den „Cytotropismus" der Furchungszellen etc. Arch. f. Entwicklungsmech.* '96.
3. *Ueber Cytotaxis sich berührender Furchungszellen etc. Ibid.* '96.
4. *Ueber die Bedeutung „geringer" Verschiedenheiten der relativen Größe der Furchungszellen etc. Ibid.* '96.
5. *Ueber den Anteil von „Auslösungen" an der individuellen Entwicklung. Ibid.* '96.

Rückert. 1. *Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies der Selachier. A. A.* '92.
2. *Zur Eireifung der Copepoden. Anat. Hefte.* '94.
3. *Ueber Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Substanz etc. Ibid.* '96.

Sachs. 1. *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig* '82.
2. *Beiträge zur Zellentheorie. Allg. bot. Zeitung.* '92.
3. *Beiträge zur Zellenlehre. Flora.* '92.

Sala. *Experimentelle Untersuchungen über Reifung und Befruchtung der Ascaris meg. Sitzb. Preußischer Akad.* '93 *und Arch. f. m. A.* '95.

Sauer. *Neue Untersuchungen über das Nierenepithel etc. A. f. m. A.* '95.

Schaudinn. 1. *Ueber Kernteilung etc. bei Amoeba crystalligera. Sitzb. Preußischer Akad.* '94.
2. *Die Fortpflanzung der Foraminiferen etc. Biol. C.* '94.
3. *Zeugungskreis von Paramoeba Eilhardii. Sitzb. Preußischer Akad.* '96.
4. *Centralkorn der Heliozoen. Verh. zool. Gesellsch.* '96.
5. *Camptonema nutans. Sitzb. Preußisch. Akad.* '98.
6. *Malariastudien. Arb. Kais. Gesundheitsamt.* '902.

Schenk. *Protoplasmabewegung und Kontraktilität. Pflüger's Arch.* '97.

Schewiakoff. 1. *Ueber die karyokinetische Kernteilung der Englypha alv. Morph. Jahrbuch.* '88.
2. *Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten. Bibliotheca zool.* '89.
3. *Ueber einen neuen bakterienähnlichen Organismus. Naturh.-med. Ver. Heidelberg.* '93.
4. *Ueber die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Z. f. w. Zool.* '94.

Schmaus u. Albrecht. *Zur funktionellen Struktur der Leberzelle. Festsch. f. Kupffer.* '99.

Schoeckaert. *L'Ovogénèse chez le Thysanozoon Brocchi. La Cellule.* '901.

Spitzer. *Die Bedeutung gewisser Nukleoproteide für die oxydative Leistung der Zelle. Pflüger's Arch.* '97.

Schuberg. *Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. Zool. Jahrb.* '90.

Schultze, M. 1. *Der Organismus der Polythalamien. Leipzig* '54.
2. *Ueber Muskelkörperchen und das was man eine Zelle zu nennen habe. Arch. f. Anat. u. Phys.* '61.
3. *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzelle. Leipzig* '63.

Schultze, O. 1. *Ueber Zellteilung. Sitzb. phys.-med. Ges. Würzburg.* '90.
2. *Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven etc. Arch. Entwicklungsmech.* '94.

Schulze, F. E. *Zellmembran, Pellicula, Cuticula und Crusta. Biol. C.* '96.

Schwarz, F. *Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Beiträge z. Biol. d. Pflanzen.* '87.

Scott. *Structure, Microchemistry and Development of Nerve-Cells etc. Toronto Studies.* '99.

Siedlecki. 1. *Ueber die Struktur und Kernteilungsverhältnisse bei den Leukocyten der Urodelen. Anz. Akad. Krakau.* '95.
2. *Siehe Kostanecki.* '96.
3. *Contribution à l'étude des changements cellulaires provoqués par les grégarines. Arch. anat. micr.* '901.

Smirnow. *Einige Beobachtungen über den Bau der Spinalganglienzellen bei einem viermonatlichen menschlichen Embryo. Arch. f. m. A.* '901.

Sobotta. *Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. m. A.* '95.

Solger. 1. *Glandula submaxillaris des Menschen. Festschrift f. Gegenbaur.* '96.

2. *Das Prozymogen (Bensley) der menschlichen Glandula submaxillaris. Verh. deutscher Naturf. u. Aerzte. '98.*

Spuler. *Ueber die Teilungserscheinungen der Eizelle in degenerierenden Follikeln des Säugerovariums. Anat. Hefte. '901.*

Stahl. 1. *Ueber den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Botan. Zeitung. '80.*
2. *Zur Biologie der Myxomyceten. Ibid. '84.*

Stock. *Ein Beitrag zur Kenntnis der Proteinkrystalloide. Cohn's Beiträge. '92.*

Strassburger. 1. *Zellbildung und Zellteilung. III. Aufl. '80.*
2. *Wirkungsweise des Zellkernes und die Zellgröße. Histologische Beiträge. '94.*
3. *Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl etc. Biol. Cent. '94.*
4. *Karyokinetische Probleme. Jahrb. wiss. Bot. '95.*
5. *Kernteilung und Befruchtung bei Fucus. Jahrb. wiss. Bot. '97.*
6. *Ueber Cytoplasmastrukturen etc. Ibid. '97.*
7. *Cytologische Studien aus dem Bonner bot. Institut. Ibid. '97.*
8. *Die pflanzlichen Zellhäute. Ibid. '98.*
9. *Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosoma etc. Histologische Beiträge. '99.*
10. *und* **Noll, Schimper, Schenk.** *Lehrb. d. Botanik. '901.*

Strassen, zur. 1. *Embryonalentwicklung des Ascaris. Arch. f. Entwicklungsmech. '96.*
2. *Die Riesenbildung bei Ascariseiern. Ibid. '98.*
3. *Ueber die Lage der Centrosomen in ruhenden Zellen. Ibid. '901.*

Stricht, v. d. 1. *Contribution à l'étude de la sphère attractive. Bull. acad. Roy. de Belgique. '92.*
2. *De l'origine de la figure achromatique chez le Thysanozoon Broechi. Verh. Anat. Ges. '94.*
3. *Contribution à l'étude de la forme etc. du noyau. Arch. de biol. '95.*
4. *Premier Amphiaster de rebut de l'ovule de Thysanozoon. Bibl. anat. '96.*
5. *Ovocentres et les spermocentres de l'ovule de Thysanozoon. Verh. anat. Ges. '97.*
6. *La formation des deux globules polaires etc. de Thysanozoon. Arch. de Biol. '98.*
7. *L'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'ovocyte de la femme. Verh. anat. Gesellsch. '98.*

Studnicka. 1. *Flimmer- und Cuticularzellen mit besonderer Berücksichtigung d. Centrosomenfrage. Sitzb. böhm. Gesellsch. '99.*
2. *Kanälchen und Alveolen im Körper der Ganglienzelle etc. Anat. Anz. '99.*
3. *Ueber die intracellulären Verbindungen etc. Sitzb. böhm. Gesellsch. '99.*
4. *Bau des Ependyms etc. Anat. Hefte. '900.*
5. *Ein neuer Befund von Centrosomen etc. Sitzb. böhm. Gesellsch. '900.*

Stuhlmann. *Die Reifung des Arthropodeneies etc. Ber. Naturf. Ges. Freiburg '86.*

Swingle. *Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilungen bei d. Sphaeclanaceae. Jahrb. wiss. Bot. '97.*

Telliesnicky. *Zur Kritik der Kernstrukturen. Arch. f. m. A. '902.*

Ternenz. *Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei Ascophanus carneus. Jahrb. wiss. Bot. '900.*

Theohari. *Etude sur la structure fine des cellules principales etc. de l'estomac. Arch. d'Anat. microscop. '99.*

Tieghem, v. *Hydroleucites et grains d'aleurone. Journ. de bot. '88.*

Tornier. *Ueber den Bürstenbesatz an Drüsenepithelien. Arch. f. mikr. Anat. '86.*

Townsend. *Der Einfluß des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut. Jahrb. wiss. Bot. '97.*

Veratti. *Die feinere Struktur der Ganglienzellen des Sympathicus. Anat. Anz. '98.*

Ver-Ecke. *Modifications de la cellule pancreatique pendant l'activité cellulaire. Arch. de Biol. '93.*

Verworn. 1. *Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflüger's Arch. '89.*
2. *Psychophysiologische Protistenstudien. Jena '89.*
3. *Die physiologische Bedeutung des Zellkernes. Pflüger's Arch. '91.*
4. *Bewegung der lebenden Substanz. Jena '92.*
5. *Allgemeine Physiologie. Jena '901.*

Veydowsky 1. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag '88.*
2. *und* **Mracek.** *Veränderungen im Cytoplasma während der Reifung und Befruchtung d. Rhynchelmiseier. Arch. f. mikr. Anat. '903.*

Vigier. 1. *Le nucleole, morphologie, physiologie. Thèse, Paris '900.*
2. *Les pyrénosomes (parasomes) dans les cellules de la glande digistion de l'ecurisse. Bibl. Anat. '901.*

Vignon. *Recherches des cytologie générale sur les épithéliums. Arch. de Zool. exp. '901.*

Virchow, R. *Cellularpathologie. III. Aufl. '72.*
Vries, de. *1. Plasmatische Studien über die Wand der Vakuolen. Pringheim's Jahrb. f. wiss. Bot. '85.*
2. Intracelluläre Pangenesis. Jena '89.
Waldeyer. *Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsche Med. Wochenschr. '95.*
Walker. *Studien über die Inhaltskörper der Zelle. Jahrb. wiss. Bot.*
Wallengren. *1. Zur Kenntnis d. Neubildungs- und Resorptionsprozesses bei d. Teilung der hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb. '901.*
2. Inanitionserscheinungen d. Zelle. Arch. f. Protistenkunde. '902.
Wassilieff. *Ueber künstliche Parthenogenesis des Seeigeleies. Biol. Cent. '902.*
Watasé. *1. Studies on Cephalopods. Journ. of Morph. '91.*
2. On the Nature of Cell-Organisation. Wood's Holl. Biol. Lect. '93.
3. Homology of Centrosome. Journ. of Morph. '93.
4. Origin of the Centrosome. Wood's Holl. Biol. Lectures. '94.
Webber. *1. Peculiar Structures ocurring in the Pollen-tube of Zamia. Bot. Gazette '97.*
2. The Developpment of the Antherozoids of Zamia. Ibid. '97.
3. Notes on the Fecondation of Zamia and the pollen-tube Apparatus of Gingho. Ibid. '97.
Weidenreich. *Ueber Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. m. Anat. '901.*
Weissmann. *1. Keimplasma. Jena '92.*
2. Aeußere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena '94.
Wheeler. *1. The Behaviour of the Centrosomes in the fertilized Egg of Myzostoma glabrum. Journ. of Morph. '95.*
2. The sexual phases of Myzostoma. Mit. zool. Stat. Neapel '97.
3. The Maturation, Fecondation and early Cleavage in Myzostoma. Arch. Biol. '97.
Whitman. *The Inadaequacy of the Cell-Theory of Development. Journ. of Morph. '93.*
Wierziecki *vgl.* **Kostaniecki.**
Wilson. *1. The Cell-lineage of Nereis. Journ. of Morph. '92.*
2. Amphioxus and the Mosaic Theory of Development. Ibid. '95.
3. Archoplasm etc. in the Sea-urchin Egg. Ibid. '95.
4. Cn protoplasmic Structure in the Eggs of Echinodermes etc. Ibid. '99.
5. The Cell in Development and Inhaeritence. 2. Aufl. New-York '902.
6. Studies in Experimental Morphology. Arch. f. Entwicklungsmech. '99, '901, '902.
Winiwarter. *Recherches sur l'ovogénèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères. Arch. de Biol. '900.*
Winkler. *Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma. Gött. Abh. '900.*
Zacharias, E. *1. Ueber die chemische Beschaffenheit von Cytoplasma und Zellkern. Ber. deutsch. bot. Ges. '93.*
2. Ueber Nachweis und Vorkommen von Nuklein. Ibid. '98.
Zacharias, O. *Ueber die amöboiden Bewegungen der Spermatozoen von Polyphemus pediculus. Z. w. Z. '85.*
Ziegler, H. S. *1. Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Tierreich. Biol. C. '91.*
2. Untersuchungen über die Zellteilung. Verh. d. deutschen Zool. Ges. '95.
3. Experimentelle Studien über die Zellteilung. Arch. f. Entwicklungsmech. '98.
Zimmermann, A. *Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Kernes. Jena '96.*
Zimmermann, K. W. *1. Studien über Pigmentzellen etc. A. f. m. A. '93.*
2. Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Ibid. '98.

Sachregister.

A.

B.

C.

D.

E.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

Z.

Autorenregister.

A.

B.

C.

D.

E.

F.

G.

H.

N.

O.

P.

Q.

R.

S.

T.

V.

W.

Z.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.

